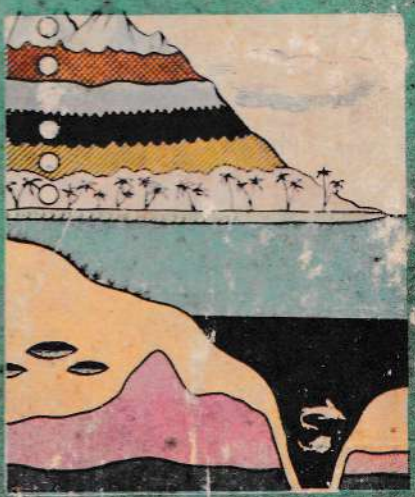
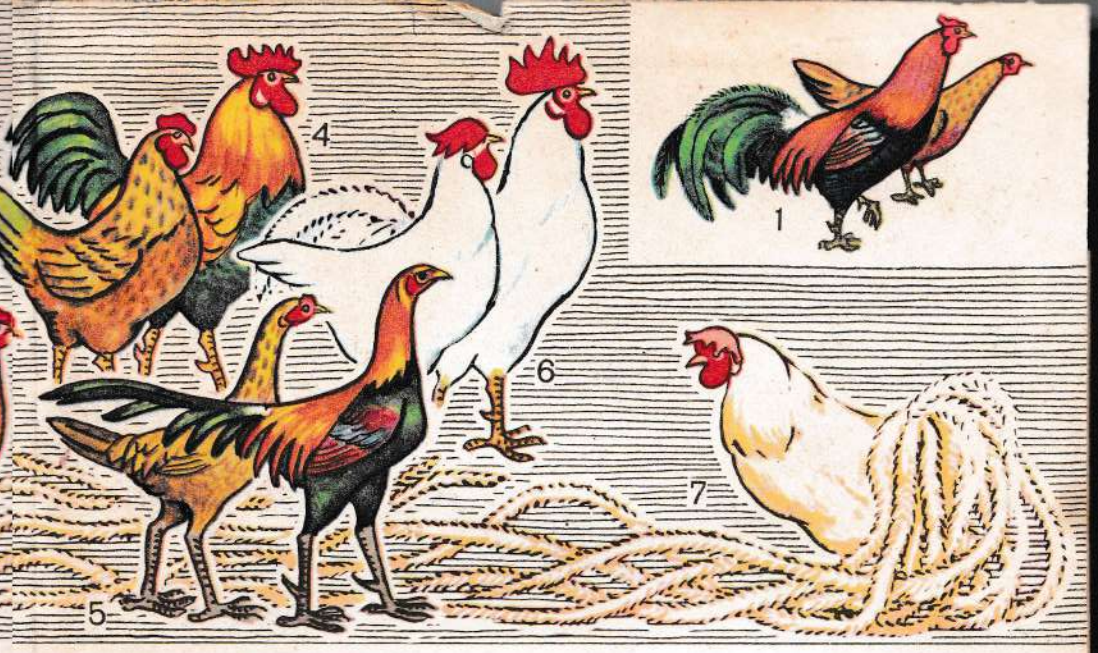
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

9-10



I. Различные породы голубей:

1 — дикий скалистый голубь; *2* — турман; *3* — дутыш; *4* — павлиний голубь; *5* — якобинец

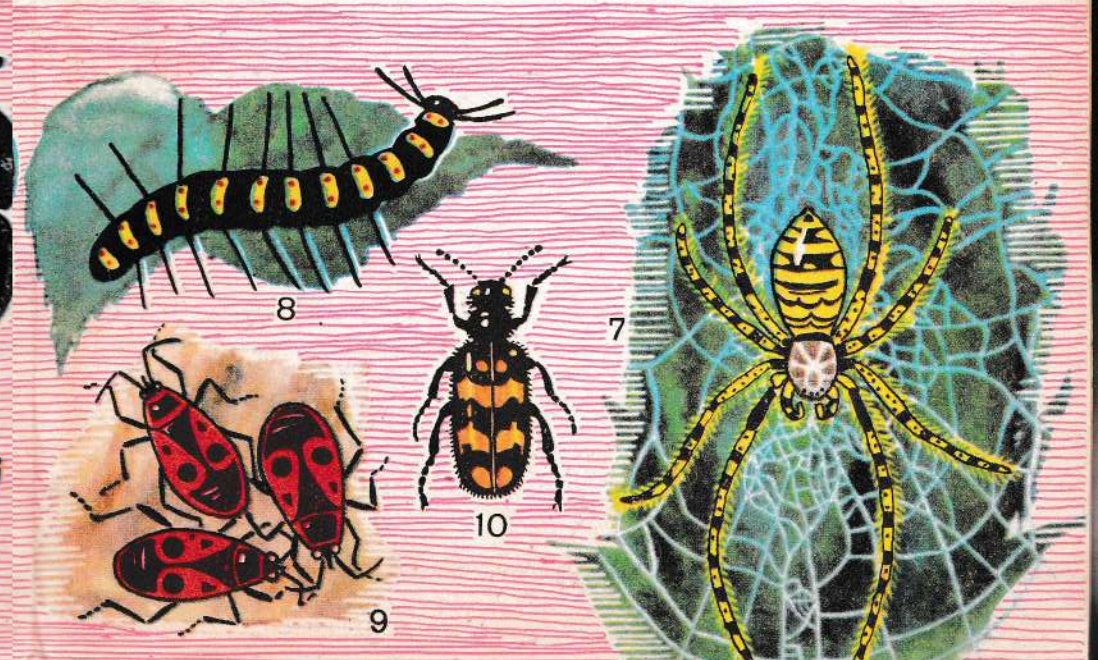


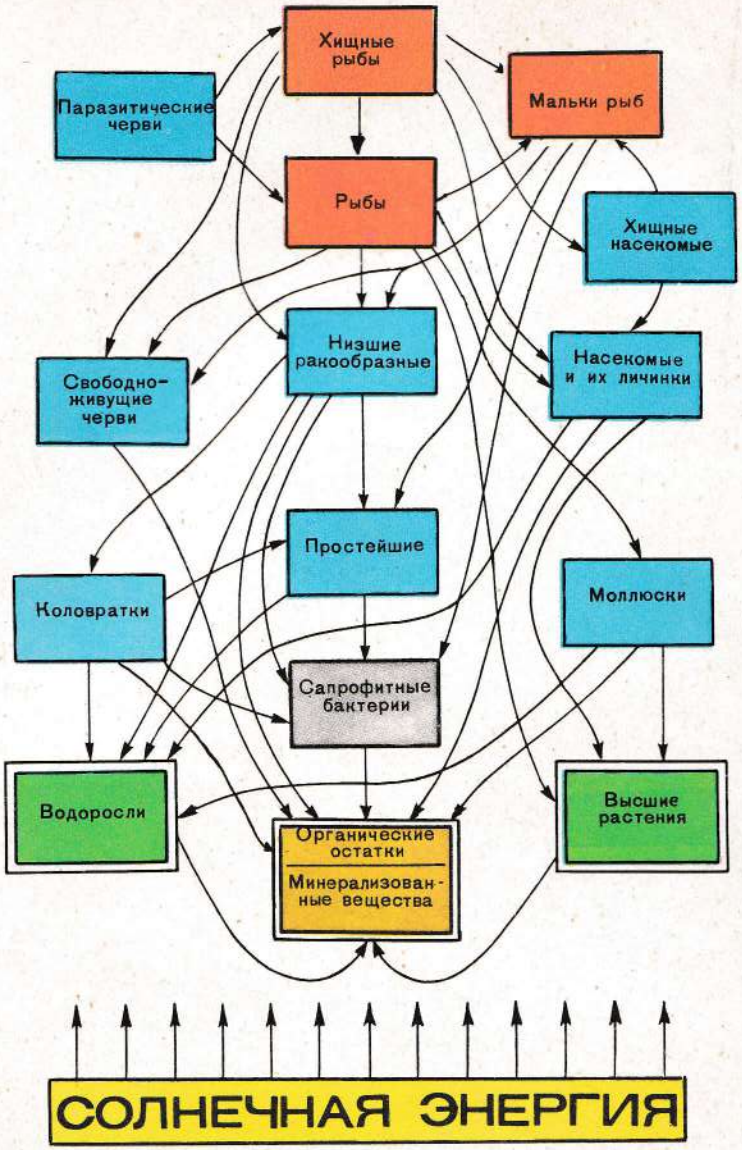
Различные породы домашних кур и их дикий предок:

1 — банкивские куры (дикие); *2* — первомайская; *3* — родайлонд; *4* — ливенская; *5* — бойцовая порода; *6* — белая московская; *7* — японский петух

II. Покровительственная и предостерегающая окраска у насекомых:

1 — бабочка орденская лента с распростертыми крыльями; *2* — она же со сложенными крыльями; *3* — бабочка ванесса С-белое со сложенными крыльями среди листьев; *4* — она же с распростертыми крыльями; *5* — бабочка каллима с распростертыми крыльями; *6* — она же со сложенными крыльями, сидящая на сучке; *7* — паук аргиоп; *8* — гусеница ольховой стрельчатки; *9* — красноклоп обыкновенный; *10* — жук нарывник изменчивый





III. Схема основных пищевых связей в пресноводном биоценозе (стрелки направлены от потребителя к пище).

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УЧЕБНИК

для 9—10 класса

Под редакцией
Профессора Ю. И. ПОЛЯНСКОГО

Утвержден
МИНИСТЕРСТВОМ ПРОСВЕЩЕНИЯ СССР

Издание 7-е, переработанное

МОСКВА „ПРОСВЕЩЕНИЕ“ 1976

57(075)
О-28

Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ, А. Д. БРАУН, Н. М. ВЕРЗИЛИН,
А. С. ДАНИЛЕВСКИЙ, Л. Н. ЖИНКИН,
В. М. КОРСУНСКАЯ, К. М. СУХАНОВА.

Учебник написан коллективом авторов, работа между которыми распределилась следующим образом: канд. пед. наук В. М. Корсунской принадлежат главы «Общая характеристика биологии в додарвиновский период», «Дарвинизм», «Доказательства эволюции органического мира», «Развитие органического мира», «Происхождение человека»; проф. А. Д. Брауном и докт. биол. наук К. М. Сухановой написано «Учение о клетке»; А. Д. Брауном — «Происхождение и начальное развитие жизни на Земле»; проф. Л. Н. Жинкиным — «Размножение и индивидуальное развитие организмов»; проф. Ю. И. Полянским — «Введение» и «Основы генетики и селекции»; проф. А. С. Данилевскому принадлежит глава «Организм и среда»; чл.-кор. АПН СССР Н. М. Верзилину — «Биосфера и человек».

Общая редакция книги осуществлена проф. Ю. И. Полянским

О $\frac{60601-377}{103(03)-76}$ инф. письмо

© Издательство «Просвещение», 1976 г.

ВВЕДЕНИЕ

Биологические науки изучают многообразие строения и функций живых организмов, их развитие и взаимоотношение со средой обитания. Как ни разнообразны объекты и процессы, изучаемые биологией, их объединяет одно общее, присущее всем им свойство — жизнь. Этим они коренным образом отличаются от тел неживой природы: горных пород, минералов и т. п.

Но что такое жизнь? Чем живое отличается от неживого? Каковы наиболее общие свойства, присущие всем живым организмам? Ответы на эти вопросы и составляют одну из задач общей биологии — науки, изучающей основные и общие для всех организмов закономерности жизненных явлений.

В течение многих веков ученые не могли разрешить «загадку жизни» и видели ее качественное своеобразие в наличии в организмах особого начала нематериальной природы, которое получило название «жизненная сила» (лат. vis vitalis).

Успехи биологии в XIX в. и открытие Ч. Дарвином закона исторического развития органического мира заставили большую часть биологов отказаться от идеализма и искать решение основных биологических проблем путем познания материальных основ жизни.

В этой книге изложены главные достижения общей биологии в познании основных материальных законов жизни.

Органический мир не остается неизменным. Со времени появления жизни на Земле он непрерывно развивается в силу естественных материальных причин. Познание законов исторического развития (эволюции) органического мира — одна из центральных задач общей биологии.

Во всем огромном многообразии мира растений животных и микроорганизмов обнаружено единство их строения. Оно заключается в том, что в основе строения и развития почти всех организмов лежит биологическая структурная единица — клетка. Единство структуры организмов — одна из важных общебиологических закономерностей, указывающих на общность происхождения органического мира. Изучение структуры и функции клетки — важная задача общей биологии. При изучении клетки особый интерес и значение представляет ее размножение, обеспечивающее материальную преемственность жизни.

Каждый организм тесно связан с окружающей его средой, вне которой он не может существовать. Между организмом и средой осуществляется непрерывный обмен веществ и энергии. При этом организмы обнаруживают замечательную способность к саморегуляции. Это выражается в том, что организм, пока он жив, сохраняет свое строение, химический состав, физические свойства. Хорошо известно, например, что температура тела теплокровных животных, независимо от изменений температуры окружающей среды, остается постоянной. Амебы, живущие в пресной воде, сохраняют постоянными физические свойства протоплазмы, состав солей, осмотическое давление внутри клетки. Они весьма совершенно регулируют обмен веществ и энергии, сохраняя свою целостность.

Вопрос о механизмах саморегуляции организмов представляет собой одну из проблем общей биологии.

Организмы в природе всегда входят в состав определенных природных комплексов (пруд, лес, луг и т. п.), вне которых они существовать не могут. Каждый из таких комплексов, называемых биоценозами и биогеоценозами, слагается из определенных видов растений, животных, микроорганизмов. Изучением биоценозов наряду с другими биологическими науками занимается общая биология — тот раздел ее, который называют экологией.

Часть оболочки планеты Земля, населенная организмами, получила название биосферы. Ей принадлежит важная роль в формировании лика Земли, образовании горных пород, атмосферы, гидросферы. Достаточно указать, например, что наличие в воздушной оболочке Земли свободного кислорода всецело связано с жизнедеятельностью зеленых растений, выделяющих его в процессе фотосинтеза. Наличие свободного кислорода делает возможным существование современных животных и растений.

Познание биологических законов открывает широкие перспективы охраны и управления живой природой, изменения ее для блага человека. Использование естественных богатств — лесов, лугов, рек — должно опираться на знание биологических законов, определяющих взаимоотношения между организмами и неживой природой. Биология указывает пути создания новых культурных биоценозов.

Акклиматизация растений и животных, увеличение рыбных богатств в морских и пресных водоемах не могут быть решены без знания законов биологии.

Особенно большое значение для человечества и его будущего имеет охрана природы. В нашей стране охрана природы и рациональное использование природных ресурсов становится одной из важнейших общегосударственных задач, от решения которой зависит благосостояние населения.

Проблемы охраны природы, регулирование использования и приумножения ее богатств рассматриваются и разрабатываются международными организациями в системе Организации Объединенных Наций (ООН). Большое внимание этим проблемам уделило прошедшее в июле 1975 г. Совещание по безопасности и сотрудничеству в Европе, в котором участвовали главы Правительств 33 Европейских государств (в том числе и Советский Союз), а также США и Канада.

Какими путями в длинном ряду поколений клеток и организмов повторяются признаки вида? В чем заключается механизм явления наследственности? В разрешении этой кардинальной проблемы успехи биологии за последнее десятилетие особенно велики. Ученым удалось раскрыть тонкий молекулярный механизм, лежащий в основе замечательной способности клеток и организмов к воспроизведению себе подобных. Эти открытия по их значимости можно поставить в один ряд с крупнейшими достижениями физики в изучении структуры атома.

За последние годы особенно бурно развивается отрасль науки, пограничная между биологией, химией и физикой, получившая название молекулярной биологии. Ее задача — изучение основных жизненных явлений (обмен веществ, наследственность, раздражимость) на уровне молекул, слагающих клетку. Молекулярная биология раскрывает широкие перспективы в управлении человеком жизненными процессами. Огромных успехов добилась генетика — наука об изменчивости и наследственности организмов, широко использующая методы молекулярной биологии не только в области теории, но и в практике. Генетика служит основой селекции, задача которой — улучшение существующих и создание новых сортов

культурных растений и пород домашних животных. Реальной становится перспектива создания сортов пшеницы, дающей при высокой агротехнике урожай до 100 *ц* с 1 *га*!

Познание законов жизни очень важно для медицины. Нужно изучить наследственность человека и научиться бороться с наследственными заболеваниями. Одержать победу над раком можно только на основе глубоких биологических исследований, раскрывающих сущность тех изменений, которые происходят в клетке при переходе ее к злокачественному росту.

Все более тесными становятся связи биологии с другими естественными науками — химией, физикой, математикой.

Огромное значение для развития биологии имеет совершенствование техники и методов исследования организмов.

В век проникновения человека в космос перед биологией возникают новые задачи. В космических кораблях недалекого будущего будут созданы такие биологические системы, которые обеспечат питание космонавтов, снабжение их кислородом, утилизацию (использование) отбросов и т. п.

В настоящее время биология представляет собой бурно развивающуюся науку, достижения которой чрезвычайно важны для будущего человечества. Не случайно некоторые ученые утверждают, что мы вступаем в «век биологии», который приведет человечество к управлению основными законами жизни.

I. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

ГЛАВА I.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИИ В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД

Органический мир на Земле отличается огромным разнообразием видов: примерно 1,5 млн. животных и до 0,5 млн. растений. Все живые существа взаимосвязаны обменом веществ и энергии с окружающей средой, способны к раздражимости, росту и размножению, состоят из одних и тех же химических элементов, при половом размножении начинают развитие из одной клетки.

Как же при таком единстве органического мира объяснить многообразие видов и их приспособленность к условиям жизни? Ответ на этот вопрос дает эволюционное учение, раскрывающее происхождение и историческое развитие органического мира.

1. РАЗВИТИЕ БОТАНИКИ И ЗООЛОГИИ

Метафизическое мировоззрение. Объяснить происхождение Вселенной и органического мира на Земле естественным путем пытались еще древнегреческие философы. Но первые зачатки материалистических представлений о природе не получили развития в средние века, так как в условиях феодального общества церковь преследовала опытное изучение природы. Только с начала XV в., с возникновением капитализма, с развитием промышленности, горного дела и торговли с вновь открытыми странами, начинают развиваться науки о неживой природе (астрономия, механика, геология), а затем ботаника и зоология. Для науки этого периода характерно метафизическое мировоззрение. *Сущность его заключается в представлениях о постоянстве, неизменности и изначальной целесообразности всей природы.* Вечны и неизменны Земля, ее материки, горы, реки, климат, а также виды растений и животных, созданные богом по плану. Под выражением *«изначальная целесообразность»* понималось полное соответствие организма или органа цели, якобы поставленной творцом при сотворении. Метафизические представления поддерживались правящими кругами и церковью.

Карл Линней и его труды. В XVII—XVIII вв. накопилось множество описаний растений и животных и потребовалось привести их в систему. Первые системы создавались на основе 1—2 произвольно выбранных признаков и получались искусственными: стоило взять вместо одного признака другой, как вся система изменялась. Для видов растений и животных не было общепризнанных названий. Наименования видов представляли собой громоздкое перечисление признаков. Например, шиповник обыкновенный называли розой лесной, обыкновенной, с цветками душистыми, розовыми. Лучшая искусственная система, завоевавшая всеобщее признание, принадлежит знаменитому шведскому ученому XVIII в. Карлу Линнею (1707—1778).

Видом Линней называл совокупность сходных по строению особей, дающих плодовитое потомство.

В дальнейшем понятие о виде было углублено и расширено другими признаками — критериями. В настоящее время **видом считают совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал.**

Приняв за единицу классификации вид, Линней объединил сходные виды в роды, сходные роды — в отряды, а отряды — в классы. Линней использовал предложенный его предшественниками принцип двойных латинских названий: рода и вида, например Lathyrus pratensis — чина луговая. Lathyrus silvestris — чина лесная. Canis familiaris — собака домашняя. Canis lupus — собака — волк. Название рода является общим для всех видов, которые он объединяет: Lathyrus — чина, Canis — собака. Название вида стало коротким и более точным. Принцип двойных названий экономный, так как требует особых названий только для родов и сохранился в систематике и в настоящее время.

В системе Линнея, при классификации по 1—2 произвольно взятым признакам, далекие в систематическом отношении растения оказывались иногда в одном классе, а родственные — в разных. Например, морковь и смородина отнесены к классу пятитычинковых, манжетка и повилика — к классу четырехтычинковых. На самом деле эти растения принадлежат к классу двудольных: морковь из семейства зонтичных, смородина — крыжовниковых, манжетка — розоцветных, повилика — повиликовых.

Линней правильно выделил классы млекопитающих, птиц и рыб, но ошибочно объединил пресмыкающихся и земноводных в один класс «Гады». В класс «Черви» попали почти все типы беспозвоночных.

Линней объединил в один отряд ленивца, муравьеда и слона по признаку отсутствия резцов, не зная, что бивни и есть разросшиеся верхние резцы. На самом деле слон относится к отряду хоботных, а ленивец и муравьед — к отряду неполнозубых. По сходству в строении клюва курица и страус попали в один

отряд, тогда как по совокупности признаков они принадлежат к разным подклассам птиц (килегрудых и бескилевых). К таким ошибкам привела классификация животных по одному признаку.

Линней верно поместил в один отряд человека и человекообразную обезьяну на основании сходства в их строении, хотя такие мысли считались преступными.

Линней полностью разделял метафизические представления о природе. Он усматривал в ней изначальную целесообразность, якобы доказывающую «премудрость творца». Каждый вид Линней считал результатом отдельного творческого акта, неизменным и постоянным, не связанным с другими видами родством. Но к концу жизни под влиянием наблюдений в природе он признал, что иногда виды могут возникнуть путем скрещивания или в результате действия изменений среды.

Линней понимал искусственность своей системы и стремился к созданию естественной, которая отражала бы существующие в природе систематические группы растений и животных. При помощи естественной системы он надеялся раскрыть план, по которому творец создал природу. Эти ложные представления тем не менее заставляли ученых искать естественную систему.

Значение трудов Линнея: 1) предложил систему растений и животных; 2) использовал ясный и удобный принцип двойных названий; 3) описал около 1200 родов и более 8000 видов растений; 4) реформировал ботанический язык, установив до 1000 терминов, многие из которых ввел впервые.

Линней и его последователи провели огромную работу по изучению и систематизации разрозненного фактического материала, накопленного их предшественниками. Так была заложена научная основа для дальнейшего изучения природы.

? 1. Дайте характеристику метафизического мировоззрения. 2. Приведите примеры видов растений, принадлежащих к одному роду. 3. Запишите в тетради современные систематические категории, применяемые для классификации растений и животных. 4. Почему линнеевская система является искусственной? 5. В чем значение трудов Линнея для дальнейшего развития науки?

2. УЧЕНИЕ Ж.-Б. ЛАМАРКА ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

К концу XVIII в. во многом изменились общественно-политические взгляды, особенно во Франции. Рост революционных идей, Французская революция, развитие капиталистических форм производства, научные открытия — все это подрывало метафизические представления о неизменности природы и общества. Появились высказывания о происхождении современных видов растений и животных от далеких предков.

В начале XIX в. французским ученым Жаном-Батистом Ламарком (1744—1829) была создана первая эволюционная теория, которую он изложил в труде «Философия зоологии» (1809).

Изменяемость видов. Ламарк подверг критике метафизическое понятие о постоянстве и неизменности вида. По его мнению,

каждый вид произошел крайне медленно и потому незаметно. Это положение снимало главный аргумент сторонников идеи о постоянстве и неизменности видов — отсутствие видимых изменений видов за последние 5—6 тыс. лет.

Занимаясь систематикой, Ламарк пришел к выводу о наличии незаметных переходов между видами, например дневных бабочек, мух, осок, молочаев. Живая природа представлялась ему как ряды непрерывно изменяющихся особей, которые человек лишь в воображении объединяет в виды. Смело отвергнув идею постоянства видов, Ламарк стал ошибочно отрицать сам факт наличия их в природе. Однако впоследствии он пришел к правильному пониманию вида: виды действительно существуют в природе, но не вечно, а в течение определенных промежутков времени, т. е. они относительно постоянны.

Градация. В результате занятий систематикой растений и животных Ламарк решил, что организмы следует располагать в системе как ступени лестницы, изображающей исторический путь развития живой природы от низкоорганизованных форм жизни к высокоорганизованным. Ламарк разделил животный мир на позвоночных и беспозвоночных и сгруппировал их в 14 классов. Эти классы он разместил на шести ступенях: на низшей — инфузории и полипы, на высшей — птицы и млекопитающие. Каждая следующая, более высокая ступень характеризуется усложнением в строении основных систем органов — нервной и кровеносной.

Ступени лестницы живых существ можно уловить только в главных систематических группах. Какой же род выше, например собака или кошка, сказать нельзя. Какой из видов рода собака — лисица или волк — выше, также невозможно ответить.

Постепенное повышение организации живых существ в процессе эволюции Ламарк назвал *градацией* (восхождение). Принцип градации, выдвинутый Ламарком, правильно отображает путь исторического развития живой природы от простого к сложному, от низшего к высшему. В этом большая заслуга ученого.

Внутреннее стремление к прогрессу. Ламарк полагал, что все живые существа обладают врожденным внутренним стремлением к усложнению и совершенствованию своей организации. Это свойство заложено в них от самого начала природы. По его мнению, главная движущая сила эволюции заключается во внутреннем стремлении живых существ к прогрессу. Такое утверждение идеалистично и приводит в конечном счете к вере в бога.

Влияние внешней среды. Правильность градации, полагал Ламарк, нарушается под влиянием внешней среды. Благодаря чему в пределах одной и той же ступени организации образуются различные виды, приспособленные к условиям жизни в окружающей среде.

Внешняя среда (тепло, свет, влага и пр.) оказывает прямое воздействие на растения и низших животных. В сухую весну луговые травы плохо растут; весна с чередованием теплых и дождливых дней вызывает их бурный рост. При перенесении диких растений из естественных условий в сады у одних из них исчезают шипы и колючки, у других изменяется форма стебля.

Приспособленность у высших животных возникает, по мнению Ламарка, косвенным путем, с участием нервной системы. Изменилась внешняя среда — и у животных появляются новые потребности и изменения в поведении. Если новые условия действуют длительно, то животные приобретают новые привычки в своем поведении. При этом орган, усиленно действующий, развивается сильнее, становится крепче, а орган, мало применяемый в течение длительного времени, постепенно атрофируется. Любое изменение во внешней среде, по мнению Ламарка и многих ученых его времени, вызывает у организмов только полезные изменения признаков, передающиеся по наследству, как врожденные свойства. Например, плавательная перепонка между пальцами у водоплавающих птиц образовалась благодаря растягиванию кожи; отсутствие ног у змей объясняется привычкой вытягивать тело при ползании по земле, не пользуясь конечностями; длинные передние ноги и шея у жирафа — постоянными усилиями дотянуться до листьев на деревьях.

Оценка теории Ламарка. Создание первой целостной теории происхождения видов принадлежит Ламарку. Он противопоставил идеи изменяемости и исторического развития живой природы по естественным законам идее постоянства и неизменяемости. Ламарк первым применил термины «родство», «родственные связи» для обозначения единства происхождения живых существ.

Ламарк правильно представлял общую картину исторического развития органического мира. Но вопрос о движущей силе эволюции был решен им неправильно. Внутреннее стремление к прогрессу, якобы заложенное у организмов самой природой, неизбежно приводит к признанию каких-то высших, сверхъестественных сил, творца. Утверждение о врожденной способности организмов на изменения среды отвечать только полезными наследственными изменениями связано с представлением об изначальной целесообразности (стр. 7). Обязательное появление только полезных изменений и наследование приобретенных признаков не подтвердилось дальнейшими исследованиями ученых. Доказательства эволюционной теории, выдвинутые Ламарком, оказались недостаточными, и она не была принята.

Итак, наука XVIII — начала XIX в. не могла объяснить, каковы движущие силы развития органического мира. Перед нею встали вопросы: 1) Как объяснить многообразие видов? 2) Как объяснить приспособленность организмов к условиям окружающей среды? 3) Почему в процессе эволюции происходит повышение организации живых существ?

? 1. Что считал Ламарк главной движущей силой в эволюционном процессе? 2. Как объяснял Ламарк многообразие видов и приспособленность живых существ к конкретным условиям окружающей среды? 3. Каково общее направление эволюционного процесса, по мнению Ламарка? 4. В чем несостоятельность теории Ламарка?

3. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИДЕИ В РОССИИ

В России с XVIII в. складывались эволюционные представления о природе; они высказывались, например, М. В. Ломоносовым, А. И. Радищевым и др. В XIX в. эволюционная идея получила развитие в трудах ряда ученых-философов и писателей, особенно из числа революционных демократов.

К. Ф. Рулье (1814—1858), зоолог, резко критиковал метафизические идеи о неизменяемости и постоянстве видов, а также господствовавшее тогда в зоологии описательное направление. За 10—15 лет до выхода в свет сочинения Дарвина «Происхождение видов» он убедительно писал об историческом развитии природы. Все в живой и неживой природе находится во взаимных отношениях. Любой организм, испытывая действие окружающих условий, изменяется и, в свою очередь, вызывает изменение внешней среды. С изменением среды организмы или приспосабливаются к ней, или погибают. Рулье отмечал факты вытеснения одних видов другими и вымирания их в результате борьбы за область питания, связывая происхождение видов с борьбой за существование.

Высоко оценивая эволюционное учение Ламарка, Рулье не признавал положения о внутреннем стремлении организмов к прогрессу (стр. 10).

Для доказательства эволюции Рулье главным образом использовал исследования ископаемых остатков животных, сравнительные данные о строении современных животных, их зародышевом развитии и данные сельского хозяйства.

А. И. Герцен (1812—1870) в работах «Дилетантизм в науке» и «Письма об изучении природы» писал о необходимости изучать происхождение организмов, их родственные связи и рассматривать строение животных в единстве с физиологическими особенностями. Психическую деятельность следует также изучать в развитии — от низших типов и классов до высших, включая человека. Главные задачи натуралиста — вскрыть причины единства органического мира при всем его многообразии, объяснить его происхождение.

Большинство ученых не вступает в активную борьбу с религией, отмечал Герцен, и направляет свое внимание только на собирание фактов. Но нельзя останавливаться на полпути: следует искать причины фактов и обобщать их. Началом всего существующего мира Герцен признавал материю, никем не сотворенную и не уничтожаемую, а все формы и свойства живой природы — продуктом развития материи. Он считал, что точное знание о природе освободит людей от предрассудков, суеверий и облегчит их хозяйственную деятельность.

В. И. Ленин высоко оценивал воззрения Герцена на развитие природы как материалистические.

? **1. Чем отличается объяснение происхождения видов по Ламарку и по Рулье? 2. В чем заключаются задачи натуралиста, по мнению А. И. Герцена?**

ГЛАВА II.

ДАРВИНИЗМ

В XIX в. великий английский ученый Чарлз Дарвин предложил и обосновал научную теорию эволюции живой природы. Он создал ее путем синтеза огромного количества фактов из различных областей биологической науки и данных сельскохозяйственной практики по выведению новых пород животных и сортов культурных растений.

Эволюционная теория стала самостоятельной областью биологического знания и получила название *дарвинизма*. Основная задача его — познание закономерностей исторического развития органического мира. В число главных проблем дарвинизма входит изучение движущих сил (факторов), направлений и путей эволюционного процесса. Дарвинизм наряду с большим теоретическим значением имеет и практическое, ибо указывает пути изменения живых организмов на пользу человека (в сельском хозяйстве и многих других отраслях народного хозяйства, а также в медицине).

4. ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ УЧЕНИЯ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

Общественно-экономические предпосылки. В первой половине XIX в. Англия стала самой передовой капиталистической страной, с высоким уровнем развития промышленности и сельского хозяйства. Спрос промышленности на шерсть и кожу и населения растущих городов на продукты питания способствовал росту животноводства. Скотоводы добились исключительных успехов в выведении новых пород овец, свиней, крупного рогатого скота, лошадей, собак, кур и т. д. Были получены новые сорта зерновых, овощных, декоративных, ягодных и других растений. Практика животноводов и растениеводов убедительно показывала, что породы домашних животных и сорта культурных растений изменяются и создаются человеком.

Успехи естественных наук. В конце XVIII — начале XIX в. успехи наук, по образному выражению Энгельса, пробили «бреши» в метафизическом воззрении на природу.

В астрономии появились гипотезы о происхождении солнечной системы из газообразной туманности.

Геологи обнаружили последовательное образование осадочных слоев земной коры — значит, она развивалась исторически.

Химикам стало известно, что живая и неживая природа состоит из одних и тех же химических элементов; был открыт закон сохранения и превращения энергии.

Ботаника и зоология значительно обогатились знаниями о видах растений и животных. Появились описания систематических групп, начиная от низших к высшим, что неизбежно приводило к мысли о родственных связях между ними.

Рис. 1.
Карта кругосветного путешествия Чарлза Дарвина. (1831-1836 г.)

Сравнительным методом было установлено наличие у многих животных единого плана в общем строении тела и строении отдельных органов.

Исследования показали поразительное сходство ранних стадий развития зародышей хордовых и даже зародышей животных, принадлежащих к разным типам; была найдена яйцевая клетка у млекопитающих; открыто клеточное строение растений и животных. В 1839 г. зоологом Т. Шванном создана и обоснована общая клеточная теория, которая дала веское доказательство единства всего живого — сходство строения животной и растительной клеток.

При изучении ископаемых растений и животных было установлено, что в давнопрошедшие времена Землю населяли виды, не похожие на современных, и низкоорганизованные виды последовательно сменялись более высокоорганизованными.

Эти открытия никак не согласовывались с учением о неизменяемости органического мира и сотворении его богом. Успехи наук, выведение новых пород животных и сортов растений, материалы заморских экспедиций — все это подготовило почву, на которой могло возникнуть учение о происхождении видов. Нужен был гениальный ум, который бы обобщил и переработал все накопленные разнородные факты в свете определенной идеи, создал стройную систему рассуждений и привел убедительные доказательства. Таким ученым оказался Чарлз Дарвин (1809—1882).

Путешествие на корабле «Бигль». В детстве Чарлз Дарвин увлекался сбором коллекций, химическими опытами, наблюдениями за птицами и насекомыми. В студенческие годы он хорошо ознакомился с научной литературой и овладел методикой полевых исследований, составления коллекций и гербариев. В 1831—1836 гг. Дарвин совершил на корабле «Бигль» («Ищейка») кругосветное путешествие (рис. 1). Он исследовал геологическое строение, флору и фауну посещенных стран, собрал громадное количество различных коллекций и отправил их в Англию. В пампасах Южной Америки при изучении остатков вымерших животных Дарвин установил близость их к современным животным материка и предположил, что теперь живущие виды произошли от ранее населявших Землю. На Галапагосских островах вулканического происхождения Дарвин нашел виды ящериц, черепах и птиц, которые нигде больше не встречаются, но они близки к южноамериканским видам. Дарвин предположил, что галапагосская фауна американского происхождения; материковые виды, попав на острова, постепенно изменились. На каждом острове — особый вид вьюрков. Их предком, возможно, был один вид с американского материка, потомки которого образовали самостоятельные виды на островах (рис. 2).

Рис. 2.
Галапагосские вьюрки. Различие в форме клюва.

В Австралии Дарвина заинтересовали сумчатые и яйцекладущие, давно вымершие в других местах земного шара. Австралия как материк обособилась, когда еще не было высших млекопитающих; сумчатые и яйцекладущие развивались здесь независимо от эволюции млекопитающих на других материках. Наблюдения привели Дарвина к сомнению в неизменности видов и создании каждого из них богом для определенного места и цели. Постепенно крепло убеждение в изменяемости видов и происхождении их друг от друга. Во время кругосветного путешествия Дарвин сделал первые заметки о происхождении видов.

? 1. В каких исторических условиях возникло учение Ч. Дарвина? 2. Проследите по карте маршрут кругосветного путешествия Ч. Дарвина на корабле «Бигль». 3. Отметьте главные географические пункты, в которых Дарвин сделал важные для эволюционной теории наблюдения и открытия. 4. Какое значение имело кругосветное путешествие для Дарвина?

5. УЧЕНИЕ ДАРВИНА

Труды Дарвина. После путешествия в течение 20 лет Дарвин упорно работал над созданием эволюционной теории и опубликовал ее в труде «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859).

В дальнейших произведениях Дарвин развивал и углублял различные стороны основной проблемы — происхождения видов. В книге «Изменение домашних животных и культурных расте-

ний» на огромном фактическом материале он показал закономерности эволюции пород домашних животных и сортов культурных растений.

В труде «Происхождение человека и половой отбор» Дарвин применил эволюционную теорию для объяснения животного происхождения человека, а в книге «Выражение ощущений у человека и животных» привел еще дополнительные доказательства. Дарвину принадлежат капитальные труды по ботанике, зоологии и геологии, в которых детально разработаны отдельные вопросы эволюционной теории.

Основные положения учения Дарвина. Все организмы в культурном и естественном состоянии претерпевают изменения в признаках и свойствах. Многие изменения оказываются наследственными, и только они поставляют материал для эволюции. Что же является движущей силой в процессе эволюции пород животных и сортов культурных растений? Какая движущая сила определяет эволюцию видов в дикой природе?

Движущие силы эволюции — наследственная изменчивость и отбор. Дарвин установил, что различные породы животных и сорта культурных растений созданы человеком в процессе искусственного отбора. Из поколения в поколение человек отбирал и оставлял на племя особей с каким-либо интересным для него изменением, обязательно наследственным, и устранял всех других особей от размножения. В результате были получены новые породы и сорта, признаки и свойства которых соответствовали интересам человека.

Нет ли подобного процесса в природе? Организмы размножаются в геометрической прогрессии, но до половозрелого состояния доживают относительно немногие. Значительная часть особей погибает, не оставив потомства совсем или оставив малое. Между особями как одного вида, так и разных видов возникает *борьба за существование*, под которой Дарвин понимал сложные и многообразные отношения организмов между собой, а также с условиями неживой природы. При этом он имел в виду «не только жизнь одной особи, но и успех ее в обеспечении себя потомством».

Следствием борьбы за существование является *естественный отбор*. Этим термином Дарвин назвал «сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных». Как бы незначительны ни были эти индивидуальные наследственные уклонения, они ведут в длинном ряду поколений к изменению видов в направлении их все большей *приспособленности* к конкретным условиям существования. Приспособленность организмов всегда относительна. Она создается естественным отбором в процессе эволюции.

Естественный отбор на основе наследственной изменчивости является, по Дарвину, основной движущей силой эволюции органического мира.

Другим результатом естественного отбора является многообразие видов, населяющих Землю.

Главная заслуга Дарвина в том, что он раскрыл движущие силы эволюции и материалистически объяснил возникновение и относительный характер приспособленности действием только естественных законов, без вмешательства каких-либо сверхъестественных сил. Учение Дарвина в корне подрывало метафизические представления о постоянстве видов и сотворении их богом.

? 1. Какие изменения организмов, по мнению Дарвина, служат материалом для процесса эволюции? 2. Как объяснить, что породы и сорта отвечают интересам человека? 3. Что считал Дарвин основной движущей силой эволюции?

6. ЗНАЧЕНИЕ ТЕОРИИ ДАРВИНА

Оценка дарвинизма основоположниками марксизма-ленинизма. Теорией естественного отбора Дарвин утвердил историческое понимание живой природы. Он показал причины развития органического мира от простых форм к сложным, от низших к высшим, многообразия видов и органической целесообразности и пользу любых приспособлений только в данных условиях среды. Он материалистически объяснил явления живой природы и опроверг идеалистическое истолкование их.

К. Маркс и Ф. Энгельс многократно указывали на огромное значение теории Дарвина для развития науки и формирования материалистического мировоззрения. Труд Дарвина «Происхождение видов» (полное название см. стр. 15) нанес смертельный удар антинаучному, религиозному объяснению целесообразности в явлениях природы. О значении «Происхождения видов» К. Маркс писал: «...эта книга дает естественноисторическую основу для наших взглядов».

Ф. Энгельс и В. И. Ленин сравнивали вклад Дарвина в биологическую науку с заслугами К. Маркса в общественных науках. Подобно тому как Ч. Дарвин открыл законы развития живой природы, так К. Маркс открыл законы развития общества. В. И. Ленин указал, что Дарвин впервые поставил биологию на вполне научную почву, положив конец воззрению на виды животных и растений как на ничем не связанные, случайные, созданные богом и неизменяемые.

Влияние дарвинизма на развитие биологии. Теория Дарвина показала, что при изучении явлений живой природы надо вскрывать их причинно-следственные связи и применять исторический метод в исследованиях.

На основе дарвинизма произошла перестройка всех отраслей биологической науки.

Палеонтология, изучающая растения и животных прошедших геологических эпох, до Дарвина ставившая цель только собрать, описать и систематизировать факты, приобрела историческое

направление. Получив материал о прошлом органического мира, она выясняет пути его развития.

Систематика растений и животных носит эволюционный характер и выясняет родственные связи и происхождение систематических групп.

Анатомия связывает изучение органов и тканей с их функцией.

Эмбриология устанавливает эволюционное происхождение общности основных этапов индивидуального развития животных организмов из яйца; появляется теория о возникновении многоклеточных животных от одноклеточных.

Физиология животных и тем более человека долгое время оставалась прибежищем для идеалистического толкования основных жизненных процессов. На основе учения Дарвина началось сравнительное изучение жизни животных, исторической преемственности высшей нервной деятельности человека и животных.

Распространение животных и растений на земном шаре рассматривают в связи с историей материков и историческим развитием органического мира.

В начале XX в. началось экспериментальное изучение действия естественного отбора; стали быстро развиваться генетика, экология и другие новые отрасли биологической науки.

Идеи Дарвина в нашей стране. Задолго до Дарвина эволюционные взгляды высказывали некоторые русские ученые и находили поддержку со стороны прогрессивно мыслящих современников. Вот почему дарвинизм в России не был встречен как нечто неожиданное. В первые же годы после выхода в свет «Происхождения видов» в русских журналах появились статьи с изложением и комментариями учения Дарвина. Курсы зоологии и ботаники, читавшиеся в высших учебных заведениях, перестраивались либеральной частью профессуры в духе дарвинизма. Первый перевод «Происхождения видов» появился в России в 1864 г.

Большая роль в развитии биологической науки на основе дарвинизма принадлежала нашим отечественным ученым. Братья В. О. и А. О. Ковалевские, К. А. Тимирязев, И. И. Мечников, И. П. Павлов, Н. И. Вавилов, А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, С. С. Четвериков и многие другие, ставшие корифеями русской и мировой науки, положили в основу своих исследований идеи Дарвина.

Вся научная деятельность К. А. Тимирязева (1843—1920) прошла под знаком пламенного служения дарвинизму. Ему принадлежит блестящее, с глубоким и тонким анализом, изложение учения Дарвина — книга «Чарлз Дарвин и его учение», которая многократно переиздавалась в СССР; на ней воспитывались многие поколения русской интеллигенции.

Тимирязев страстно защищал дарвинизм от попыток некоторых ученых извратить или умалить его значение. Одни ученые пытались свести весь процесс эволюции к появлению изменений,

другие признавали в качестве единственного фактора эволюции наследственность, а некоторые не признавали творческой роли естественного отбора. Тимирязеву приходилось разбивать критику дарвинизма и со стороны ученых, отрицавших идею исторического развития природы и открыто поддерживавших религию.

Учение Дарвина и современный дарвинизм. Многие новые открытия и обобщения углубили и пополнили эволюционную теорию, основы которой были заложены Дарвином. Во времена Дарвина науке ничего не было известно о закономерностях непрямого деления клеток, особенностях созревания и деления половых клеток, не знали законов наследственности и изменчивости. Много нового внесено в понимание биологического вида, его структуры, образования новых видов; установлены закономерности эволюционного процесса; открылись перспективы управления эволюцией.

? 1. Почему учение Дарвина об эволюции органического мира получило высокую оценку основоположников марксизма-ленинизма? 2. Какое влияние оказало учение Дарвина на развитие биологической науки? 3. Какое значение имеет учение Дарвина в формировании материалистического мировоззрения?

7. ВИД, ЕГО КРИТЕРИИ И СТРУКТУРА

Критерии вида. Виды отличаются одни от других совокупностью определенных признаков, которые можно назвать критериями вида. Они следующие.

Морфологический критерий — сходство внешнего и внутреннего строения, наиболее простой и наглядный, но недостаточный для исследования. Особи в пределах вида иногда настолько изменчивы, что, пользуясь только морфологическим критерием, не всегда удается отграничить вид. Вместе с тем существуют виды, морфологически почти совершенно сходные, но разные, самостоятельные: представители их не скрещиваются между собой. Это виды-двойники.

Генетический критерий — характерный для каждого вида набор хромосом по числу и форме их. Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека, что хромосомы представляют собой нитевидные образования, видимые в ядрах во время деления клеток. Виды-двойники различаются, например, по числу хромосом. У черных крыс два вида-двойника с 38 и 42 хромосомами. Открыли 6 видов-двойников малярийного комара, раньше считавшегося одним видом. Они различаются по месту обитания, ареалам, наличию или отсутствию зимней спячки; одни исключительно питаются кровью человека, другие редко или совсем не пользуются ею. Генетический критерий вида достаточно устойчив, но тоже не абсолютный, так как и в пределах вида могут возникать различия в числе и строении хромосом.

Физиологический критерий — сходство всех процессов жизнедеятельности, и прежде всего в размножении. Представители разных видов, как правило, не скрещиваются, или потомство их бесплодно. Нескрещиваемость видов объясняется различиями в строении полового аппарата, сроках размножения и др. Однако в природе есть виды, которые скрещиваются и дают плодовитое потомство (некоторые виды канареек, зябликов; тополей, ив). Следовательно, физиологический критерий недостаточен для определения видовой принадлежности особей.

Биохимический критерий — между видами существуют различия в химическом составе, затрагивающие прежде всего белковые вещества. Эти различия позволяют говорить о видовой специфичности белков и нуклеиновых кислот. Однако, как и другие критерии вида, биохимический критерий относителен.

Географический критерий — определенный ареал, занимаемый видом в природе. Ареал может быть бóльшим или меньшим, прерывистым или сплошным. Но есть виды, распространенные повсеместно и нередко в связи с деятельностью человека (многие виды сорных растений, насекомых-вредителей). Ареал вида также не может послужить решающим критерием вида.

Экологический критерий — местообитание вида (экологическая ниша). Каждый вид существует в конкретных условиях среды. Например, лютик едкий распространен на лугах и полях; в более сырых местах растет лютик ползучий; по берегам рек и прудов, на болотистых местах встречается лютик жгучий (прыщинец).

Для установления видовой принадлежности недостаточно использовать какой-нибудь один критерий; только совокупность их, взаимное подтверждение дают правильную характеристику вида.

Целостность вида. Самое существенное свойство вида заключается в его обособленности от других, даже близких видов одного и того же рода. Рассмотрим на следующих примерах. Ворон обыкновенный и ворона серая (семейство врановых, отряд воробьиных) относятся к разным видам одного рода. Береза бородавчатая и береза карликовая относятся также к разным видам одного рода. Береза бородавчатая не растет на моховых болотах, где обычно растет береза карликовая.

Обособленность видов достигается также особенностями размножения особей одного вида по сравнению с особями другого вида: разные места и периоды размножения, различие в поведении в эти периоды, нежизнеспособность межвидовых гибридов или их бесплодие. Благодаря обособленности виды не смешиваются с другими.

Особи вида не могут жить и размножаться обособленно от других особей того же вида. Вспомните отношения между самцами и самками, родителями и потомством, отношения в стаде, стае, семье и других объединениях, обеспечивающих существование вида. У особей одного вида вырабатываются взаимные приспособления: особенности строения материнского организма и эмбриона, система сигнализации и ее восприятия у животных. Видовые приспособления иногда могут повредить отдельным особям данного вида, но быть полезными виду в целом. Речной окунь питается своей молодью, но благодаря этому регулируется численность его в водоеме и вида в целом.

Каждый вид существует в природе как исторически возникшее целостное образование. Вид представляет собой определенный уровень организации живой материи — видовой. Отдельные организмы следует рассматривать как примеры организменного уровня организации живой материи.

Популяция — элементарная структура вида. Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида распространены в пределах ареала неравномерно: как бы островами, разделенными пространствами, где особей данного вида нет, и сгущениями, когда густонаселенные участки сменяются редконаселенными. В лесостепи Западной Сибири береза распространена островами — рощи, леса и степи. В средней полосе европейской части СССР береза встречается сгущениями. На 1 $км^2$ в чистых березняках приходятся тысячи деревьев, в смешанных лесах — несколько сотен. Такие сгущения чередуются с лугами, где на 1 $км^2$ попадаются единичные березы.

Неравномерность распределения особей одного вида в ареале связана с различиями в условиях жизни, сложившимися в разных его участках (микроклимат, кормовые объекты, почва, другие виды и т. п.). Поэтому виды, жизнь которых связана с древесной растительностью, занимают в своих ареалах лесные участки. Водные растения и животные обитают только в водах ареала. Колонии европейского крота встречаются на лесных опушках и лугах, жгучая крапива растет по канавам, огородам, около дорог, жилья.

Особи любого вида обитают не поодиночке, а составляют естественные группировки на отдельных участках ареала. Приведенные выше примеры являются группировками, которые существуют на протяжении бесчисленного ряда поколений.

Совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которая длительно существует на определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида, называют популяцией. Это элементарная структура вида, в форме которой он существует.

Размеры пространств, занимаемых разными популяциями в пределах одного вида, а тем более различных видов, очень колеблются. Одна популяция ящерицы прыткой занимает от 0,1 *га* до нескольких гектаров; полевки водяной — от одного до нескольких десятков гектаров. Пространство, занимаемое популяциями одних видов стрекоз (более мелких), колеблется от 1 до 5—6 *га*, а у других видов (более крупных и подвижных) доходит до нескольких десятков.

Число особей, составляющих популяции, может резко меняться по сезонам и год от года. Известно массовое размножение в некоторые годы леммингов (мелкие грызуны), саранчи, пол-

чища которой уничтожают весь урожай, болезнетворных бактерий, божьих коровок. У видов животных и растений с большей продолжительностью жизни и относительно малой плодовитостью численность популяций более устойчивая.

Что же объединяет особей в одну популяцию? Главный объединяющий фактор — это свободное скрещивание особей друг с другом. Особи одной популяции обладают большим сходством во всех свойствах и признаках по сравнению с особями даже соседней популяции того же вида. Поэтому возможность скрещивания внутри популяции значительно выше, чем между соседними популяциями.

Смешиванию популяций препятствуют различные барьеры. Географические — горы, реки, моря, климат, почвы. Биологические — у животных, например, некоторые различия в строении полового аппарата, сроках спаривания и гнездования, инстинкте сооружения нор и гнезд, поведении в период спаривания; у растений — в скорости прорастания пыльцы, завязывания и созревания плодов, в насекомых-опылителях. Все сказанное о популяциях относится главным образом к двуполым организмам с перекрестным оплодотворением. Популяции у видов с другими типами размножения (бесполым, вегетативным, самооплодотворением) изучены пока менее полно.

Подвиды. Более крупную внутривидовую группировку представляет подвид, состоящий из популяций, близких географически или по своим экологическим особенностям.

Многие виды растений и животных имеют большое число подвидов. Например, широко расселены такие виды, как медведь бурый, заяц-беляк, лисица обыкновенная, белка обыкновенная; они встречаются от Атлантического до Тихого океана и имеют большое число подвидов.

Подвидом называют совокупность популяций, которая имеет морфологические отличия, может скрещиваться с другими подвидами в пределах вида и занимает свою область распространения внутри его ареала.

Подвиды, как и популяции, представляют собой формы существования вида, выявляющие приспособленность его к конкретным условиям среды. Например, вид лососевой рыбы — лосось-таймень имеет три подвида: черноморский, каспийский и аральский, которые отличаются друг от друга морфологически и распространены в Черном, Каспийском и Аральском морях.

? **1. Назовите критерии вида и дайте характеристику каждого из них 2. Почему для установления видовой принадлежности особей недостаточно какого-либо одного критерия? Аргументируйте ответ. 3. Как в природе достигается нескрещиваемость видов? 4. Какова роль взаимоотношений между особями внутри вида для поддержания его целостности? 5. Объясните, как надо понимать выражение: «Виды существуют в форме популяций и подвидов».**

8. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Для выяснения вопроса, какие движущие силы в процессе эволюции приводят к образованию новых видов, Дарвин обратился к изучению проблемы изменчивости и наследственности, в его время почти не исследованной. Сущность ее заключается в том, что потомство всегда подобно своим родителям и предкам, но никогда не бывает их точной копией.

Наследственность. Наследственностью называют общее свойство всех организмов сохранять и передавать признаки строения и функций от предков к потомству.

Каждый знает, что из желудя вырастает дуб, из яиц кукушки выводятся ее птенцы. Из семян культурных растений определенного сорта вырастают растения того же сорта. Животные передают потомкам свойства своей породы.

Наследственность проявляется и при вегетативном размножении. Широко известны способы размножения растений отводками, черенками, усами, клубнями, причем видовые и сортовые признаки передаются потомству.

Связь родителей с потомками у видов осуществляется в основном через половое размножение. У большинства видов животных, растений и человека клетки тела размножаются непрямым делением. Вспомните из курса VIII класса, что перед началом деления клетки происходит удвоение каждой из хромосом. В процессе деления они расходятся в образующиеся молодые клетки. Ядро молодой клетки содержит полный набор таких же хромосом, каким он был в клетке до деления. Исключение представляют зрелые половые клетки. Они имеют вдвое меньшее число хромосом по сравнению с остальными клетками. Полный набор хромосом, характерный для данного вида, восстанавливается в оплодотворенной клетке. В каждой паре ее хромосом одна унаследована от отца, другая — от матери.

Развитие тех или иных признаков и свойств обусловлено действием определенных участков хромосом — *генов*. Ген — материальная частица, при передаче потомству он не исчезает, а воспроизводится при каждом делении клетки в ряду поколений. Значит, и признаки, развитие которых с ним связано, не исчезают. Возможно, ген не проявит действия в потомстве данной родительской пары, но он остается в его наследственном генном составе хромосом и может сказаться в дальнейших поколениях. *Набор генов, характерный для вида, называют генотипом.*

Изменчивость. Изменчивостью называют общее свойство организмов приобретать новые признаки — различия между особями в пределах вида.

Изменчивы все признаки организмов: внешнего и внутреннего строения, физиологические, поведения, повадок и др.

В потомстве одной пары животных или среди растений, выросших из семян одного плода, невозможно встретить совершенно одинаковых особей. В стаде овец одной породы каждое живот-

ное отличается еле уловимыми особенностями: размерами тела, длиной ног, головы, окраской, длиной и плотностью завитка шерсти, голосом, повадками. Факты изменчивости может наблюдать каждый. Сравнив листья с двух берез (кленов, дубов), принадлежащих к одному виду, мы увидим различия между ними. Количество краевых язычковых цветков в соцветиях золотой розги (сем. сложноцветных) колеблется от 5 до 8. Число лепестков ветреницы дубравной (сем. лютиковых) — 6, а иногда 7 и 8. Растения одного вида или сорта несколько отличаются друг от друга в сроках цветения, созревания плодов, степени засухоустойчивости и др. Изменчивы ветвистость «рогов» жука-оленя, длина усов жука-усача и т. п. В стае черных галок иногда появляются единичные экземпляры светлой и даже белой окраски.

Дарвин совершенно правильно различал две основные формы изменчивости: ненаследственную и наследственную.

Ненаследственная изменчивость. Давно было замечено, что все особи данной породы, сорта или вида под влиянием определенной причины изменяются в одном направлении. Сорта культурных растений при отсутствии условий, в которых они были выведены человеком, теряют свои качества. Белокочанная капуста при возделывании в жарких странах не образует кочана. Породы лошадей, завезенные в горы или на острова, где пища недостаточно питательна, со временем становятся низкорослыми. Известно, что при хорошем удобрении, поливе, освещении растения обильно кустятся и плодоносят. Продуктивность беспородных животных в условиях улучшенного содержания и ухода повышается. Но все эти изменения ненаследственны и вполне обратимы. Если растения или животных перенести в исходные условия существования, то признаки вновь возвращаются к первоначальным.

Причиной ненаследственной изменчивости служит непосредственное влияние на особей популяции в процессе их развития факторов внешней среды, а сами изменения являются реакцией на колебания этих факторов. Ненаследственная изменчивость представляет собой видовое свойство, выражающее приспособленность популяций и вида в целом к меняющимся условиям среды. Ненаследственные изменения получили название *модификаций.*

Наследственная изменчивость. Модификации, как мы видим, не затрагивают наследственную основу организма, т. е. его генотип. Но существует другая форма изменчивости, связанная с изменением генов или целых хромосом и их участков. Вспомните, что все стадии непрямого деления и деления половых клеток идут в строгой упорядоченности и согласованности. Но иногда эта упорядоченность нарушается изменениями в поведении хромосом или их участков, а следовательно, и генов. Поскольку все гены удваиваются при делении клетки, то измененные гены передаются и ряду последующих поколений, т. е. являются наследственными.

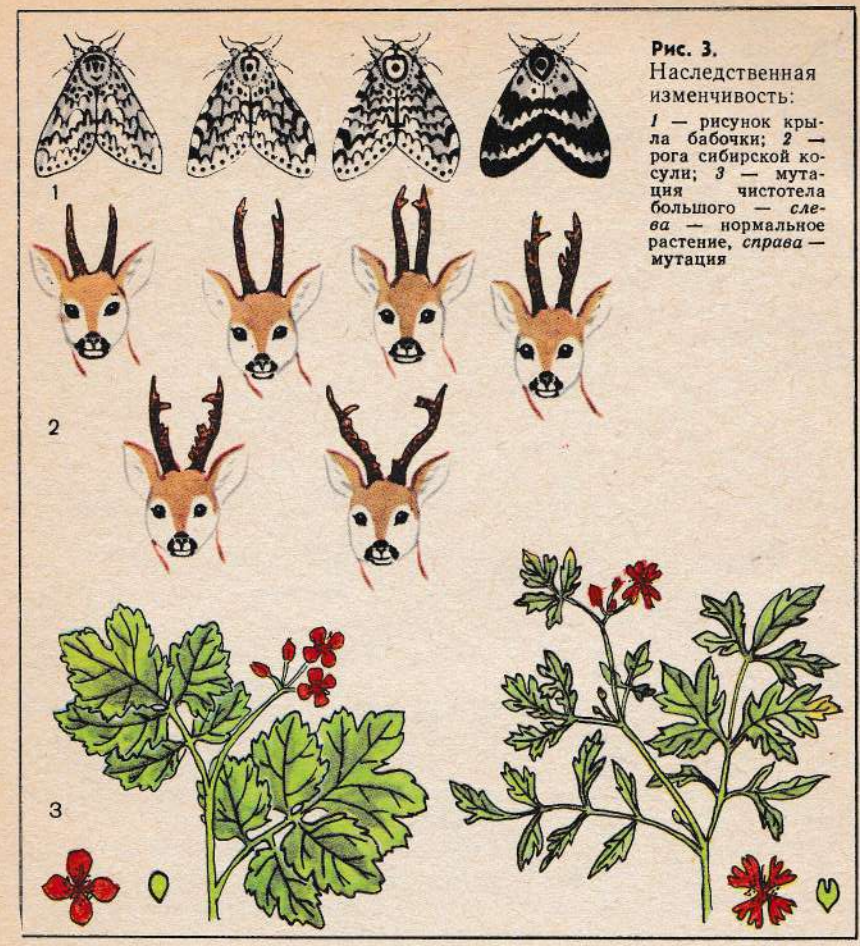


Рис. 3. Наследственная изменчивость:
1 — рисунок крыла бабочки; *2* — рога сибирской косули; *3* — мутация чистотела большого — *слева* — нормальное растение, *справа* — мутация

В современной науке их называют *мутациями,* и мы их подробно изучим в главе, посвященной генетике.

Наследственные изменения были хорошо известны Дарвину, и он придавал им особенно большое значение в своей эволюционной теории, ибо эта форма изменчивости дает материал для искусственного и естественного отбора.

Наследственные изменения могут быть очень небольшими и затрагивать самые различные морфологические и физиологические особенности организма, например у животных — размеры, окраску, плодовитость, молочность и т. п. Иногда мутации проявляются в более значительных изменениях. От резких мутаций произошли курдючные, мериносовые и каракулевые овцы, махровые сорта многих декоративных растений, деревья с плакучими и пирамидальными кронами. Известны наследственные изменения земляники с простыми яйцевидными листьями, чистотела с рассеченными листьями (рис. 3).

Мутации есть следствие изменения генов, которые могут происходить в силу самых различных внешних воздействий. Однако в каждом отдельном случае причина изменения у организмов в природе обычно остается неизвестной.

Источником наследственной изменчивости в популяциях служит также скрещивание. Отдельные особи одной и той же популяции несколько отличаются друг от друга по своей наследственной природе (по генотипу). В результате свободного скрещивания получаются новые наследственные комбинации генов — *комбинативная изменчивость*, которая служит одним из источников ненаправленной наследственной изменчивости и дает материал для отбора.

Разнонаправленные случайные наследственные изменения (мутации) сами не создают ни новые популяции, ни тем более новые виды, но являются и необходимым материалом, и предпосылкой для эволюционных изменений.

Еще Дарвин отметил одно важное свойство наследственной изменчивости — ее *соотносительный характер*. Например, длинные конечности животных почти всегда сопровождаются удлиненной шеей; у бесшерстных собак наблюдаются недоразвитые зубы; голуби с оперением на ногах имеют перепонки между пальцами. У столовых сортов свеклы согласованно изменяется окраска корнеплода, черешков и нижней стороны листьев. У львиного зева светлоокрашенные венчики цветков сопровождаются зеленой окраской стебля и листьев; темноокрашенные — темной окраской этих органов. Одна из причин соотносительной изменчивости состоит в том, что один и тот же ген, изменяясь, влияет на развитие нескольких признаков. Поэтому человек, проводя отбор по одному признаку, влияет и на другие.

Наследственность и изменчивость выражают разные стороны преемственности особей в процессе размножения, а именно сходство и несходство потомства с родителями и с более или менее отдаленными предками. Наследственность выражает известную устойчивость органических форм в ряду поколений, а изменчивость — их способность к преобразованию.

Дарвин неоднократно подчеркивал необходимость глубокой разработки законов изменчивости и наследственности. Позднее они стали предметом изучения генетики.

1. Приведите примеры наследственной изменчивости. 2. Назовите формы наследственной изменчивости. Каковы причины их возникновения? 3. Что служит материалом и предпосылкой для эволюционных изменений? 4. Как практически узнать, является какое-либо изменение наследственным или нет? 5. На комнатных растениях — экземплярах одного вида — проследите изменчивость формы, величины, окраски листьев, цветков. 6. На экскурсии, на учебно-опытном участке или во время прогулки в природу наблюдайте изменчивость у растений, насекомых. Сделайте гербарий, коллекцию, фотоснимки.

9. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОРОД И СОРТОВ

Дарвин считал, что практикам хорошо известно, как получать новые породы домашних животных и сорта культурных растений в пределах одного вида. Поэтому он рассмотрел сначала факторы образования пород и сортов, а потом — видов в естественном состоянии, полагая, что при таком подходе его идеи будут более доказательными.

Многообразие пород и сортов. К 40-м годам прошлого столетия было известно большое количество пород рогатого скота (молочных, мясных, мясо-молочных), лошадей (тяжеловозов, скаковых), свиней, собак, а также кур (форзац 1) и других домашних птиц. Насчитывали более 150 пород голубей. Число сортов пшеницы превышало 300; винограда — 1000, крыжовника — более 300. Породы и сорта, принадлежащие к одним и тем же видам, часто настолько отличаются друг от друга, что их можно принять за разные виды. Каждая порода или каждый сорт по своим признакам всегда отвечает интересам или прихотям человека, ради которых он их разводит.

Многие сторонники учения о постоянстве и неизменяемости видов считали, что каждая порода, каждый сорт произошли от отдельного дикого вида. Дарвин обстоятельно изучил происхождение разных пород домашних животных и пришел к заключению, что человек сам создал все их многообразие, как и сортов культурных растений, путем изменения в разных направлениях одного или нескольких родоначальных диких видов. Особенно подробно Дарвин исследовал происхождение пород домашнего голубя.

Происхождение пород домашнего голубя. Несмотря на большие различия породы (форзац 1) имеют очень важные общие признаки. Домашние голуби — общественные птицы, гнездятся на зданиях, а не на деревьях, как дикие. Породы легко скрещиваются и дают плодовитое потомство. При скрещивании особей, принадлежащих к разным породам, Дарвин получил потомство, по сизой окраске удивительно сходное с диким сизым (скалистым) голубем. Ученый сделал вывод, что все они произошли от одного вида — дикого сизого (скалистого) голубя, обитающего на крутых утесах Средиземноморского побережья и севернее, до Англии и Норвегии. Обыкновенный сизый голубь похож на него окраской оперения.

Точным исследованием анатомических и физиологических признаков Дарвин установил, что все породы домашних кур произошли от банкивской курицы — дикого вида, обитающего в Индии, на Шри Ланке и Зондских островах; породы крупного рогатого скота — от дикого тура, истребленного в XVII в.; породы свиней — от дикого кабана. Сорта огородной капусты произошли от дикой капусты, еще и теперь встречающейся по западным берегам Европы (рис. 4).

Выведение новых пород и сортов. Достаточно ли только изменчивости и наследственности для объяснения поразительного

Рис. 4.
Сорта капусты и их дикий родоначальник:
1 — дикая однолетняя; *2* — кочанная; *3* — цветная; *4* — кольраби; *5* — брюссельская; *6* — савойская; *7* — кормовая.

многообразия пород домашних животных и сортов культурных растений и соответствия той цели, с которой их разводит человек? Дарвин обращается к сельскохозяйственной литературе, к отчетам выставок, старым каталогам и прейскурантам, изучает практику коннозаводчиков, голубеводов, садоводов и устанавливает, что постоянно появлялись новые породы и сорта, которые были более совершенны и разнообразны по своим признакам.

В отдельных случаях новые породы животных и сорта культурных растений возникали внезапно, как, например, коротконогая порода овец или одноухая порода кроликов, заинтересовавшая человека своей необычностью. Но, как правило, человек в результате хозяйственной деятельности сам создавал признаки и свойства пород и сортов.

В стаде, стае, в поле, на грядке и т. д. человек замечал отдельное животное или растение с каким-то, хотя бы и мелким,

наследственным отличием. Заинтересовавших его особей человек отбирал на племя и скрещивал их. Все другие особи не допускались до размножения. Из поколения в поколение оставлялись в качестве производителей те особи, у которых данный наследственный признак был выражен более заметно. Таким образом, признак усиливался и накапливался.

Отбору иногда предшествовало предварительное скрещивание, чтобы в потомстве получить новые наследственные комбинации генов, а значит, и более разнообразный материал для искусственного отбора. Родоначальник русской породы орловских рысаков был получен так: сначала скрестили жеребца арабской верховой породы с лошадью датской тяжеловозной, а появившегося от них жеребца — с лошадью голландской рысистой породы. Затем искусственным отбором была выведена всемирно известная порода орловских рысаков.

Путем скрещивания человек по своему желанию сочетал в потомстве новые признаки. Одновременно в каждом поколении все неподходящие особи уничтожались или использовались в хозяйстве, но не допускались к размножению.

Методический отбор. На протяжении тысячелетий человек проводил искусственный отбор стихийно, бессознательно, без представления о его конечных результатах. С конца XVIII в. проводят искусственный отбор планомерно, методически, т. е. в заранее намеченном направлении. Например, заинтересовались прямым гребнем испанского петуха — через 5—6 лет такие гребни появились у всех птиц этой породы. Почти не знали пород кур с «бородой»; на одной выставке была отмечена такая порода — через несколько лет все куры-экспонаты были с «бородами». Дарвин указывал на постоянно возраставшие размеры ягод крыжовника, на поразительные изменения в многочисленных сортах декоративных растений, происшедшие за 20 или 30 лет.

После того как порода установится, человек уже ограничивается выбраковкой особей, уклоняющихся от образца.

Искусственный отбор протекает успешнее, по мнению Дарвина, в крупных хозяйствах: среди большего количества особей больше и наследственного материала, следовательно, возможности отбора и выбраковки расширяются.

Творческая роль отбора. Отбор ведет к изменению органа или признака, совершенствование которого желательно для человека (рис. 5). Породы и сорта, происходящие от общих диких предков, развивались под влиянием человека в разных направлениях сообразно его хозяйственным целям, вкусам и запросам. Они становились все более и более непохожими друг на друга и на дикий вид, от которого произошли. Роль искусственного отбора в эволюции пород и сортов неправильно было бы сравнить с решетом, через которое просто отсеиваются негодные для человека уклонения. При искусственном отборе на основе разных форм наследственной изменчивости (стр. 24) человек создает совершенно новые породы и сорта, т. е. никогда ранее

Рис. 5.
Постепенное нарастание признаков породы:
I — трубастый (павлиний) голубь; *II* — дутыш; *1, 2, 3* — изменения за период около 200 лет; *4, 5* — изменения за период около 40 лет.

не существующие органические формы с признаками и свойствами, сформированными им самим. Богатство мутаций значительно усиливается комбинативной и связанной с ней соотносительной изменчивостью в результате скрещивания. Искусственный отбор играет творческую роль в эволюции пород и сортов. Он является главной движущей силой в образовании новых пород животных и сортов растений, приспособленных к интересам человека. Учение об искусственном отборе теоретически обобщило тысячелетнюю практику человека по созданию пород домашних животных и сортов культурных растений и стало одной из основ современной селекции.

? 1. Как объяснить многообразие пород домашних животных и сортов культурных растений? 2. Какие формы изменчивости служат исходным материалом для искусственного отбора? 3. Покажите на примерах влияние отбора на направления породо- и сортообразования. 4. В чем состоит творческая роль искусственного отбора?

10. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Искусственный отбор на основе наследственной изменчивости приводит к созданию пород и сортов, приспособленных к хозяйственным интересам человека. Организмы в природе приспособлены к условиям жизни. Дарвином был поставлен вопрос: а не существует ли и в природе процесс отбора, создающий эту приспособленность?

Интенсивность размножения. Дарвин обратил внимание на быстроту, с которой размножаются организмы.

Плодовитость животных иногда достигает поразительной величины. Особь аскариды, паразита человека, производит в сутки 200 тыс. яиц. Серая крыса дает 5 пометов в год, по 8 крысят в среднем, которые становятся половозрелыми с трехмесячного возраста.

Растения образуют огромное число семян. Еще Линней подсчитал, что с одного растения мака можно получить до 32 тыс. семян. В одном плоде кукушкиных слезок, по подсчету Дарвина, не менее 186 300 семян.

Если бы в популяциях все особи каждого последующего поколения выживали и размножались, то каждый вид очень скоро заселил бы все пригодные для него места на земле.

Борьба за существование и ее формы. Особей в популяции появляется во много раз больше, чем они могут существовать на занимаемой ею части ареала вида. Несоответствие между численностью появляющихся в популяции особей и средствами к их жизни неизбежно приводит к борьбе за существование.

Под выражением «борьба за существование» понимают сложные и многообразные отношения внутри видов, между видами и с неорганической природой, имея в виду не только жизнь одной особи, но и ее плодовитость и успех в обеспечении себя потомством (стр. 16). Лишь в некоторых случаях борьба за существование выражается в прямой схватке: хищники грызутся из-за добычи или хищник сражается с жертвой.

Дарвин различал три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями неорганической природы.

Внутривидовая борьба за существование (состязание) происходит между особями одной популяции любого вида. Эта форма борьбы наиболее напряженная, так как эти особи нуждаются в одной и той же пище и подвергаются одним и тем же опасностям, например: состязание между хищниками за добычу, состязание между жертвами за спасение, внутривидовой каннибализм — поедание взрослыми особями части потомства (речной окунь, навага, налим).

Яркую картину внутривидового состязания можно видеть в популяции одновозрастного хвойного леса (рис. 6). Самые высокие деревья широко раскинутыми кронами улавливают основную массу солнечных лучей; мощная корневая система доставляет из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами в ущерб более слабым соседям. Деревья-победители подавляют рост и развитие других деревьев до их засыхания и гибели, сами же образуют множество шишек.

Отношения особей в популяциях, а следовательно, внутри вида многообразны, сложны и противоречивы (стр. 20). В конечном счете они большей частью служат сохранению популяции и вида. Видовые приспособления, полезные всей популяции, могут быть вредными отдельным особям и даже быть причиной их гибели (стр. 21). Чайки при избыточной численности колонии уничтожают часть птенцов: поедают их или ударом в голову заставляют отрыгивать пищу, которую схватывают взрослые птицы. Иногда синицы затаптывают в подстилку 1—2 птенцов.

Существует ряд приспособлений, которые помогают особям одной популяции избежать прямого столкновения между собой. Бурый медведь обозначает границы участка, на котором добы-

Рис. 6.

Сосны в одновозрастном лесном насаждении.

Цифрами показаны степени угнетения.

вает себе пищу, царапинами на деревьях. Волк помечает свой индивидуальный кормовой участок мочой. Самцы синицы, зяблика возвещают о занятии участка песней. Животные избегают нарушений границ чужих участков. В популяции у животных одного вида можно встретить взаимопомощь и сотрудничество: совместное выкармливание, воспитание и охрана потомства (например, в семьях пчел, табуне лошадей). Во время эпидемий «общественная» жизнь нередко приводит животных к массовой гибели.

Межвидовая борьба за существование (состязание) наблюдается между популяциями различных видов и протекает обычно более остро, если виды занимают сходную экологическую нишу (стр. 20) и относятся к одному роду. Серая и черная крысы — разные виды одного рода. Вид серая крыса совершенно вытеснил черную крысу в поселениях человека в Европе, которая теперь встречается в лесных районах и пустынях. Серая крыса крупнее, лучше плавает и, главное, воинственнее и потому в схватках с черной одерживает верх. Быстрое размножение дрозда-дерябы в некоторых частях Шотландии повлекло за собой сокращение численности другого вида — певчего дрозда. В Австралии обыкновенная пчела, которую привезли из Европы, вытесняет маленькую туземную, не имеющую жала.

В лесу под защитой светолюбивых пород — сосны, березы, осины — сначала хорошо развиваются всходы ели, которые вымерзают на открытых местах, но потом по мере смыкания крон молодых елей всходы светолюбивых пород гибнут.

Межвидовая борьба за существование включает одностороннее использование одного вида другим (рыбы поедают планктон), благоприятствование одного вида без ущерба для себя другому (птицы и млекопитающие распространяют плоды и семена), взаимное благоприятствование разных видов друг другу (цветки и их опылители).

В лесу, где столь ярки проявления биологического состязания, наблюдается и польза от совместного произрастания. Здесь по сравнению с открытыми местами создается свой тепловой, водный и воздушный режим: менее резкие колебания температуры; более высокая относительная влажность; под пологом деревьев верхних ярусов произрастают теневыносливые кустарники, травы, мхи, напочвенные водоросли.

Борьба с неблагоприятными условиями неорганической природы наблюдается всюду, где особи популяций оказываются

в условиях излишнего тепла или холода, сухости или влажности. Про растение в пустыне говорят, что оно «борется с засухой». При продвижении на север или при подъеме в горы в неблагоприятных климатических условиях встречаются зачахшие деревья и кустарники, хотя никакие другие растения их не теснят.

Жизненное состязание организмов часто называют биологическим, чтобы подчеркнуть, что речь идет только о животных, растениях и микроорганизмах и ни в какой мере не относится к человеку и человеческому обществу. Биологическое состязание протекает обычно одновременно в его разных формах.

Использование человеком сложных взаимоотношений между организмами. При установлении севооборотов соблюдают правильное чередование культур на полях, с учетом их отношения к почве, воде, вредителям, болезням и пр. То же самое делают при искусственных посадках лесов, например вносят микоризу (гифы грибов) в почвы, лишенные ее. Микориза, внедрившаяся в корни дерева, доставляет ему влагу и питательные вещества из почвы, обеспечивая нормальный рост (дуб, береза, бук и др.).

Для искусственного разведения рыбы водоемы сначала освобождают от хищных (щука, окунь) и малоценных видов (плотва, колюшка), а потом заселяют высокопродуктивными (карп, сиг и др.). В этом же водоеме создают условия для развития кормовых организмов. Ведение охотничьего хозяйства на научной основе требует знаний правильного соотношения половых и возрастных групп в стадах и стаях, кормовых участков и биологии животных.

При истреблении хищников учитывают их санитарную роль в природе по уничтожению слабых и больных особей среди жертв. Поголовное уничтожение волков в некоторых районах Канады привело к вспышке эпидемий у оленей и сокращению их численности. С уничтожением хищных птиц сначала быстро увеличивается численность дичи (куропаток, рябчиков), но затем наблюдается ее массовая гибель от глистных и других заболеваний.

Для лечения и предупреждения различных инфекционных заболеваний человека и животных применяют антибиотики и фитонциды. Те и другие представляют собой вырабатываемые растениями вещества, которые способны угнетать жизнедеятельность вредных для этих растений микроорганизмов. Антибиотики вырабатываются многими низшими грибами, фитонциды — многими цветковыми растениями как приспособления в борьбе с другими видами.

? 1. Какой смысл вкладывал Дарвин в выражение «борьба за существование»? 2. Какие взаимоотношения существуют между особями одной популяции в пределах вида? Разных видов? Между особями популяций и неорганической природой? 3. Каковы причины и следствия борьбы за существование?

11. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — ДВИЖУЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Какие же особи в популяции достигнут взрослого состояния и будут размножаться?

Сущность естественного отбора. Наследственные индивидуальные изменения у особей одной популяции идут в различных направлениях и могут быть самыми разнообразными (стр. 24) в одних и тех же условиях среды.

Вредные изменения снижают плодовитость особей, уменьшают их выживаемость и численность.

Полезные изменения дают особям преимущество в выживании, хотя бы и минимальное. Особи, обладающие ими, по словам Дарвина, «будут иметь больше шансов на сохранение и размножение своего рода». Сами по себе они не создают нового вида, это только материал для эволюции. Дарвин указывал, что значение некоторых изменений пока неизвестно и потому они представляются нейтральными. Вероятно, между нейтральными, полезными и вредными признаками существует связь и все они могут попасть под контроль естественного отбора.

Из поколения в поколение особи, обладающие наследственными изменениями, хотя бы незначительными, но полезными в определенных условиях среды, преимущественно сохраняются и оставляют после себя плодовитое потомство. Наоборот, особи с вредными в тех же условиях наследственными изменениями дают все более и более малочисленное и слабое потомство, что в конце концов может привести к вымиранию вида.

Естественным отбором называют процесс выживания наиболее приспособленных особей, который ведет к преимущественному повышению или понижению численности одних особей в популяции по сравнению с другими.

Дарвин предупреждал, что естественный отбор не есть «сознательный выбор со стороны животных, испытывающих изменение». Роль отбирающего фактора играют условия среды; выражение «естественный отбор» Дарвин употреблял ради краткости речи в метафорическом смысле, чтобы обозначить результат действия естественных законов.

Отбор в популяциях. Отбор начинается внутри популяции, которая хотя и является частью вида, представляя его как целое (стр. 21), но всегда не однородна по генотипам особей. Каждая природная популяция представляет собой смесь генотипов в разном численном соотношении. Одни генотипы встречаются реже, а другие — более часто и преобладают в данной популяции. При взаимодействии с условиями среды генотипы нередко выявляются у особей какими-либо внешними признаками и именно такие особи попадают под контроль естественного отбора.

Изучение популяций насекомых и некоторых млекопитающих выявило значительную интенсивность естественного отбора и ощутимость его результатов в относительно короткое время.

В индустриальных районах многих европейских стран, где кора, стволы деревьев и листья часто покрыты сажей и копотью, за последние 100 лет темноокрашенные насекомые вытесняют светлоокрашенных. В Англии, например, стало более 70% темных ночных бабочек. Этот процесс идет в популяциях под действием естественного отбора на лучшую защищенность тела окраской от поедания птицами. Наоборот, в непромышленных районах преимущественному истреблению подвергаются темные особи популяций. Замечено также, что с уменьшением загрязнения воздуха в Бирмингеме вдвое снизилась численность двухточечной божьей коровки темного тона: насекомые стали заметнее на общем посветлевшем фоне и птицы усиленно клевали их.

За последнее время обнаружены популяции различных видов насекомых и клещей, устойчивые к ядохимикатам, от которых ранее гибли. Возникновение таких популяций объясняется действием естественного отбора. Каждая популяция неоднородна по отношению к инсектицидам: какие-то особи могут выжить. В ходе естественного отбора на основе новых наследственных изменений эта устойчивость повышается и приводит в конечном счете к возникновению новой популяции, на которую данный ядохимикат уже не действует.

При скрещивании внутри популяции отбором вырабатываются приспособления, полезные для ее особей, так как обмен генами происходит преимущественно между ними. Внутри популяции идет отбор особей, которые отличаются плодовитым потомством. *Отбор всегда имеет направленный характер приспособления к условиям существования.*

Отличия данной популяции от других популяций одного и того же вида усиливаются и закрепляются. Каждая популяция существует как единое целое в пределах вида. Виды живут в форме популяций.

Ареал каждого вида слагается из ареалов популяций. Популяции в природе изолированы друг от друга и разная степень изоляции ведет к отбору между популяциями.

Межпопуляционный отбор идет через распространение отдельных особей одной популяции, при наличии у них каких-то преимуществ в оставлении потомства на участке, занимаемом другой популяцией. Чаще всего внутри вида протекает и внутрипопуляционный и межпопуляционный отбор.

Формы естественного отбора. При более или менее стабильных условиях среды и относительно давнем существовании популяции отбором устанавливаются генотипы, которые определяют развитие признаков, наиболее обеспечивающих жизнь особей и популяции. Мутации, ведущие к крайним выражениям признаков по сравнению с их нормой в данных условиях, отбором отметаются. Особи популяции не претерпевают существенных изменений в размерах, массе, цвете и т. п. Популяции и виды в целом иногда могут существовать многие сотни миллионов лет, почти не изменяясь, как, например, кистеперые рыбы, ящерица гаттерия.

Отбор в пользу установившейся нормы признака при устранении всех заметных уклонений от нее называют стабилизирующим.

Действие, или, как говорят, *давление,* стабилизирующего отбора сказывается главным образом на работающих органах. В конечности лошади постоянны число костей и их относительные размеры, а в остаточных задних конечностях кита встречаются изменения числа костей. Исследования погибших воробьев во время бури (Англия, 1899) показали, что они большей частью были короткокрылыми или длиннокрылыми, особи со средними крыльями почти все уцелели. Стабилизирующая форма естественного отбора долгое время не привлекала внимания исследователей и была установлена советским ученым И. И. Шмальгаузеном.

При изменении условий среды в преимущественном положении оказываются особи, генотипы которых обеспечивают развитие новых, более подходящих к изменившимся условиям наследственных признаков. Такие особи выживают и размножаются. Особи — носители прежних особенностей отметаются отбором.

Отбор некоторых уклонений от установившейся нормы признаков, ведущий к смене ее через развитие новых признаков, называют движущим.

Дарвин описал эту форму естественного отбора. На мелких океанических островах, где часты сильные ветры, он нашел только бескрылых и длиннокрылых насекомых. На этих островах могли сохраняться и размножаться насекомые с длинными крыльями, способные бороться с ветром, или же те, которые совсем не поднимались в воздух, забиваясь в щели. Особей со среднеразвитыми крыльями ветер уносил в океан, и они погибали.

На острове Вознесения, открытом ветрам со всех сторон, не оказалось ни одного дерева. То же было и на острове Кергелен, где почти все растения стелются по земле, а самое высокое едва достигает 1 *м*. Многие растения образуют плотные дерновые подушки. Растения высокие или со слабым укоренением стеблей уничтожались здесь в процессе многовекового отбора.

Творческая роль естественного отбора. Естественному отбору подвергаются совершенно неуловимые для человека особенности организмов. Любое самое маловажное, но полезное наследственное изменение может быть подхвачено естественным отбором, накапливаться и усиливаться в каждом последующем поколении и закрепляться.

Следовательно, естественный отбор действует через сохранение и накопление полезных для популяции и вида в целом наследственных изменений, создавая новые, более совершенные, лучше других приспособленные к среде организмы. В борьбе за существование приспособленные организмы погибают реже, чем неприспособленные.

Естественный отбор иногда действует медленно и может распространяться на организмы обоего пола и в любом возрасте.

Естественный отбор играет творческую роль в природе: из разно направленных наследственных изменений отбираются те, которые могут привести к образованию новых групп организмов, более совершенных в данных условиях существования.

Естественный отбор — главная движущая сила процесса эволюции.

Естественный отбор протекает успешнее при широком расселении вида, когда число особей умножается, а вместе с ним увеличивается количество генотипов и наследственных изменений. При таких условиях возможности отбора расширяются.

В различные сезоны года и в разные годы меняются интенсивность и направление естественного отбора. Это связано с биологией особей и колебаниями условий существования.

Сравнение действия искусственного и естественного отбора. Основой того и другого процесса служит наследственная изменчивость, она доставляет материал для отбора. В результате действия искусственного и естественного отбора создаются новые формы: при искусственном отборе — породы и сорта, а при естественном — виды. Между этими двумя процессами есть существенное различие. При искусственном отборе человек отбирает материал по замеченным признакам и направляет действие отбора в желательную сторону. При этом отбираемые признаки могут оказаться даже вредными для организма. Например, лучшие породы свиней или молочного скота не могли бы существовать в природе без заботы о них человека. При естественном отборе отбирающим фактором являются условия окружающей среды. Отбираются любые жизненно важные признаки. В силу этого естественный отбор действует только на пользу популяции и вида в целом.

В результате искусственного отбора создаются породы домашних животных и сорта культурных растений, приспособленные человеком к его потребностям и намеченным целям. А в результате естественного отбора создаются виды, приспособленные к жизни в определенных условиях окружающей среды.

Искусственный отбор проводится с того времени, как человек стал заниматься земледелием и приручением животных. Естественный отбор происходит в течение всей истории органического мира со времени появления жизни на Земле. Естественный и искусственный отбор органически связаны.

? 1. Как объяснить, что естественный отбор начинается в популяции? 2. В чем заключается творческая роль естественного отбора? 3. Каковы движущие силы эволюции видов в природе? 4. Дайте определение форм естественного отбора и приведите примеры. 5. Какую роль играет каждая форма в эволюции видов в природе? 6. Почему приходится создавать новые ядохимикаты против насекомых-вредителей?

12. ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ ОРГАНИЗМОВ И ЕЕ ОТНОСИТЕЛЬНОСТЬ

В животном мире. Приспособленность у животных выражается не только в их строении, но и повадках, инстинктах, поведении: угрожающие позы при опасности (рис. 7), родительские и строительные инстинкты, перелеты птиц, запасание пищи. Широко распространены защитная окраска — покровительственная, предостерегающая и маскировка.

Покровительственная окраска помогает организму стать менее заметным на фоне окружающей местности. Среди зеленой растительности клопы, мухи, кузнечики и другие насекомые зеленого цвета незаметны.

Предостерегающая окраска ясно выделяет организм в окружающей среде яркими, пестрыми полосами, пятнами (форзац 2). Она встречается у ядовитых, обжигающих или жалящих насекомых, например шмелей, ос, пчел, жуков-нарывников и обычно сопровождает другие средства защиты: волоски, шипы, жала, едкие или остропахнущие жидкости. К этому же типу окраски относится угрожающая.

Рис. 7. Угрожающие позы у различных животных:
1 — гусеница гарпии-вилохвоста; *2* — гусеница букового вилохвоста; *3* — жук чернотелка; *4* — паук тарантул; *5* — гусеница винного бражника; *6* — плащеносная ящерица; *7* — очковая змея.

Маскировка может достигаться сходством по форме и позе тела, окраске с каким-либо предметом: листом, веткой, сучком, камнем и т. д. (рис. 8). Маскировка (форзац 4) достигается также сходством — *мимикрией* — между защищенными и незащищенными видами. Шмелевидные и осовидные мухи, лишенные жала, очень похожи на шмелей и ос — жалящих насекомых. Защитная окраска и маскировка не обязательно спасают животных от истребления врагами, но приспособленные погибают значительно реже, чем неприспособленные.

Рис. 8. Морской конек и игла-рыба в зарослях растений.

У растений. Разнообразные приспособления препятствуют самоопылению и обеспечивают перекрестное опыление растений. У однодомных растений мужские и женские цветки созревают неодновременно (огурцы). Растения с обоеполыми цветками защищены от самоопыления благодаря разновременному созреванию тычинок и пестиков или особенностям их строения и взаимного расположения (у первоцвета весеннего в одних цветках длинный столбик и короткие тычинки, в других — наоборот). Нежные ростки весенних растений (ветреницы, голубой перелески) переносят температуру ниже нуля благодаря наличию концентрированного раствора сахара в клеточном соке. Низкорослость, мелколистность, поверхностное расположение корней и кустарников в тундре, очень быстрое развитие полярной флоры весной и летом — во всем этом сказывается приспособленность к жизни в условиях вечной мерзлоты и короткого лета.

Многообразие приспособленности. В одной и той же среде обитания организмы обладают разной приспособленностью. Крот и слепыш принадлежат к роющим животным, но первый роет конечностями, а второй проделывает подземные ходы головой и сильными резцами. Тюлень плавает при помощи ластов, а дельфин пользуется хвостовым плавником.

Плодовитость организмов как приспособление к сохранению вида. Интенсивность размножения организмов (стр. 30) следует рассматривать и как важное приспособление к сохранению вида. Доказательством служит тот факт, что наиболее многочисленное потомство у тех видов, у которых оно подвергается массовому уничтожению (черви-паразиты, многие виды рыб). Высокой плодовитостью отличаются мелкие слабосильные животные (виды мышевидных грызунов, насекомых). У видов с развитым инстинктом охраны потомства оно немногочисленное. Самка

различных видов колюшки откладывает всего 120—150 икринок в гнездо, построенное самцом, который охраняет оплодотворенную икру и мальков. Треска мечет до 4 млн. икринок и, естественно, потомство не охраняет.

Происхождение приспособленности у организмов. Теория Дарвина логично и материалистически объясняет появление сложных и многообразных приспособлений к конкретным условиям окружающей среды. Например, рассмотрим возникновение покровительственной окраски тела гусениц какой-то популяции, живущей на зеленых листьях. Предки их могли быть другой окраски и не питаться листьями. Предположим, что в силу каких-то обстоятельств они вынуждены были перейти на питание зелеными листьями. Птицы склевали множество этих насекомых, хорошо заметных на зеленом фоне. В потомстве могли быть мутации в окраске тела гусениц. Особи с зеленоватым оттенком преимущественно выживали и оставляли плодовитое потомство. В последующих поколениях процесс преимущественного выживания гусениц, менее заметных по окраске на зеленых листьях, продолжался. С течением времени благодаря естественному отбору зеленая окраска тела гусениц все более и более соответствовала основному фону окружающей среды.

Возникновение мимикрии может быть объяснено также естественным отбором. Организмы с малейшими уклонениями в форме тела, окраске, поведении, усиливающими сходство с защищенными животными, имели больше возможности выжить и оставить потомство. Процент гибели таких организмов был ниже тех, которые не обладали полезными изменениями. Из поколения в поколение полезное изменение усиливалось и совершенствовалось через накопление признаков сходства с защищенными животными.

Каждое приспособление и весь комплекс их вырабатываются на основе наследственной изменчивости в процессе эволюции путем отбора в ряду поколений. *Приспособленность организмов является результатом естественного отбора, устраняющего неприспособленных в данных условиях существования.* Изменчивость и приспособленность не одно и то же: изменчивость может быть полезной и вредной, а приспособленность всегда только полезна для организма.

Объяснение возникновения приспособленности, данное Дарвином, в корне отличается от понимания этого вопроса Ламарком (стр. 11). Невозможно предположить, что животные «упражнялись» в окраске или форме тела и упражнением приобрели приспособленность. Нельзя объяснить и взаимную приспособленность организмов друг к другу, например соответствие хоботка у рабочих пчел строению цветка опыляемых ими растений: рабочие пчелы не размножаются, а пчелиные матки, хотя и производят потомство, не могут «упражнять» хоботок, так как не собирают пыльцу. Теория прямой приспособленности организмов путем появления у них только полезных наследственных изменений в конечном счете вытекает из представлений об изначальной целесообразности (стр. 11). Вскрыть ее идеалистический характер можно на основе учения Дарвина о естественном отборе — важнейшей движущей силе эволюции.

Относительность приспособленности организмов. Приспособленность в органическом мире всегда имеет лишь относительное значение. Целесообразность строения и функций организма выражается в его соотношениях только с конкретной внешней средой.

Любая приспособленность помогает организмам выжить лишь в тех условиях, в которых она выработалась естественным отбором. Но и в этих условиях она относительна. В яркий, солнечный день зимой белая куропатка выдает себя тенью на снегу. Заяц-беляк, не заметный на снегу в лесу, становится видным на фоне темных стволов.

Наблюдения за проявлением инстинктов у животных в ряде случаев показывают их относительную целесообразность. Ночные бабочки летят на огонь, хотя и гибнут при этом. Их влечет к огню инстинкт: они собирают нектар в основном со светлых цветков, хорошо заметных ночью.

Узкая специализация органа может стать причиной гибели организма. Стриж не может взлететь с ровной поверхности, так как у него длинные крылья, но очень короткие ноги. Он взлетает, только оттолкнувшись от какого-то края, как от трамплина.

Приспособления растений, препятствующие поеданию животными, относительны. Скот, как правило, обходит растения, защищенные колючками, но верблюжью колючку (полупустыни, пустыни и сухие предгорья) охотно поедают верблюды, козы; голодный крупный рогатый скот использует и растения, защищенные колючками. Польза симбиоза — сожительства организмов, принадлежащих к разным видам, например водоросли и гриба в лишайнике, — также относительна. Иногда грибные нити лишайника разрушают сожительствующие с ними водоросли.

У организмов встречаются ненужные органы и признаки, например грифельные косточки у лошадей, перепонки между пальцами у горных гусей, хотя они никогда не опускаются на воду, остатки третьего века у обезьян и человека.

Все эти и многие другие факты говорят, что целесообразность не абсолютна, а относительна.

Экспериментальные доказательства естественного отбора. В настоящее время накопился большой экспериментальный материал, подтверждающий наличие естественного отбора в природе, позволяющий наблюдать его течение и детализировать формы.

В течение ряда лет измеряли ширину головогрудного щита у крабов, обитающих в одной бухте (Англия), где с постройкой нового мола уменьшилась циркуляция воды и она помутнела от меловой взвеси, которую приносили две речки. Оказалось,

что преимущественно выживали крабы с узким головогрудным щитом. Почему? Опыт в аквариуме показал, что у особей с широким головогрудным щитом жабры засорялись меловой взвесью и животные погибали.

Куколок бабочки-крапивницы разместили на растениях крапивы, заборах, стволах деревьев и т. д. Птицы очень быстро уничтожили подавляющее большинство куколок, оставив лишь немногих на крапиве, где обычно встречается эта бабочка.

Наблюдали за поведением крапивника (отряд воробьиных), который не клевал гусениц пяденицы с покровительственной окраской, пока они не шевелились.

Интересны данные, подтверждающие значение предостерегающей окраски в процессе естественного отбора. На опушке леса разложили на досках насекомых 200 видов. Птицы склевали только тех, которые не обладали предостерегающей окраской.

Большинство птиц избегают перепончатокрылых насекомых с неприятным вкусом. Клюнув осу, птица от трех до шести месяцев не трогает и осовидных мух. Потом начинает клевать их, пока не попадет на осу, после чего опять долго не трогает мух.

Производились опыты по «искусственной мимикрии». Птицы охотно поедали личинок жука мучного хрущака, окрашенных безвкусной краской кармином. Часть личинок покрывали смесью краски с хинином или другим неприятным на вкус веществом. Птицы, натолкнувшись на таких личинок, переставали клевать всех окрашенных личинок. На теле личинок сделали различные рисунки, и птицы клевали только тех, у которых был на теле рисунок и они не имели неприятного вкуса. У птиц возник условный рефлекс на предупреждающие яркие сигналы или рисунки.

Рыбы (гамбузии) были помещены в бассейны с различно окрашенным дном. Птицы уничтожили 70% рыб в том бассейне, где они были более заметны, и 43% там, где они по окраске лучше подходили к фону дна.

Экспериментальное исследование естественного отбора проводилось и ботаниками. Оказалось, что у сорных растений есть биологические особенности, возникновение и развитие которых можно объяснить только приспособленностью к условиям, созданным человеческой культурой. Например, у растений рыжик (сем. крестоцветных) и торица (сем. гвоздичных) семена очень похожи по величине и массе на семена льна, посевы которого они засоряют. То же можно сказать о семенах погремка бескрылого (сем. норичниковых), засоряющего посевы ржи. Сорные растения созревают обычно одновременно с культурными растениями. Семена этих растений трудно отделить друг от друга при просеивании. Человек скашивал, обмолачивал сорняки вместе с урожаем, а потом высеивал на поле. Следовательно, он невольно и бессознательно способствовал естественному отбору семян различных растений на сходство с семенами культурных растений.

? **1.** На материале живого уголка рассмотрите примеры приспособления растений и животных к условиям среды, в которой они живут в природе. **2.** Как объяснить возникновение предостерегающей окраски у насекомых? **3.** Как объяснить происхождение: а) долотообразного клюва у дятла; б) аромата дикой розы; в) крючочков на плодах растений череды; г) сходства гусеницы пяденицы с сучком? **4.** Приведите примеры, кроме указанных в учебнике, относительной приспособленности у растений и животных. **5.** Как объяснить относительный характер приспособленности? **6.** В чем расходятся взгляды Дарвина и Ламарка по вопросу приспособленности организмов к условиям жизни? **7.** Приведите примеры экспериментов по естественному отбору и укажите их значение в развитии эволюционной теории.

13. ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Органический мир поражает многообразием видов — современных (стр. 7) и вымерших. Число известных науке видов продолжает пополняться. Образование новых видов в природе является важнейшим этапом в процессе эволюции.

Дарвин о видообразовании. Дарвин доказал, что образование новых видов в природе происходит исторически в результате естественного отбора. При изменении условий существования внутри вида идет процесс расхождения признаков — *дивергенция*, которая приводит к образованию новых группировок особей внутри вида. От исходного вида берет начало целый пучок форм, но не все они получают дальнейшее развитие. Наиболее расходящиеся по признакам формы обладают бóльшими возможностями оставлять плодовитое потомство и выживать в процессе естественного отбора, так как они меньше конкурируют между собой, чем промежуточные, которые постепенно редеют и вымирают.

Под действием естественного отбора в бесконечном ряду поколений одни формы сохраняются, другие вымирают. Одновременно с процессом дивергенции идет процесс вымирания, и оба они тесно связаны между собой.

Дарвин подчеркивал, что в природе не всегда сохранялись лишь наиболее расходящиеся, крайние формы, средние также могли выжить и дать потомство. Из крайних форм иногда развивается одна, но может развиваться и более. Если условия среды не изменяются или мало изменяются в течение длительного времени, то вид остается почти неизменным по сравнению с родоначальным видом.

Таким путем, по мнению Дарвина, образовались и высшие систематические группы: семейства, отряды, классы и типы. Рассмотрите схему (рис. 9), она наглядно показывает эволюцию систематических групп.

Микроэволюция. Главные положения теории Дарвина о видообразовании сохранены в основе современного учения о виде и видообразовании.

Новые исследования пролили свет на самые начальные этапы эволюционного процесса — микроэволюционные. Эти

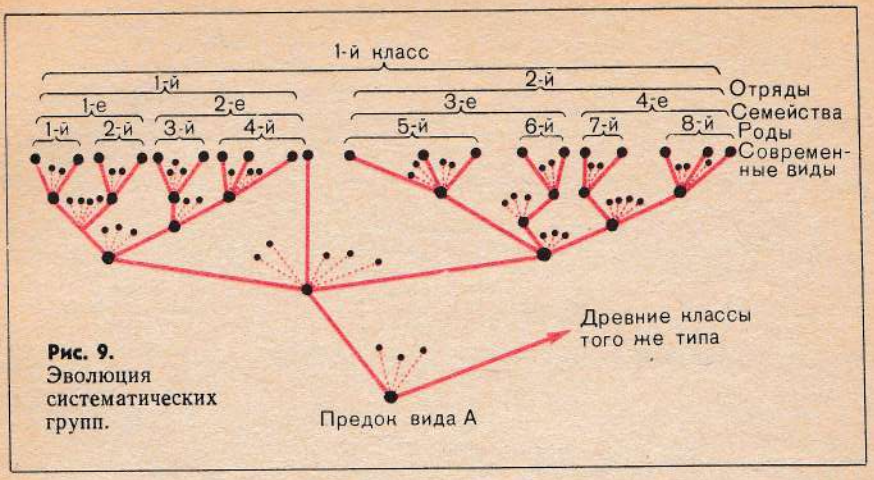


Рис. 9. Эволюция систематических групп.

процессы протекают внутри вида и приводят к распадению его на внутривидовые группировки. *Эволюционный процесс, протекающий внутри вида и ведущий к его изменению, называют микроэволюцией.* Она может происходить в исторически короткое время и доступна для непосредственного наблюдения и изучения.

Микроэволюция является начальным этапом эволюционного процесса.

Элементарные эволюционные структура, материал, явление. Вы уже знаете, что *элементарной эволюционной структурой* является популяция (стр. 21). Вам известно также, что популяция обычно насыщена разнонаправленными мутациями, которые поставляют значительную часть наследственного материала для эволюционного процесса (стр. 24). Поэтому мутации считают *элементарным эволюционным материалом.* Что же происходит в популяции с этим материалом?

В результате гибели или большой плодовитости отдельных особей удельный вес разных генотипов в популяции меняется. Один или несколько генотипов могут оказаться преобладающими на протяжении жизни многих поколений. Это может привести к достаточно длительному направленному изменению общего состава генов данной популяции — *генофонда.* Изменение генофонда — необходимая предпосылка, первый шаг к эволюционному процессу и поэтому считается элементарным эволюционным явлением.

Элементарным эволюционным явлением называют длительное направленное изменение генофонда популяций.

Элементарные эволюционные факторы. Описанные явления происходят под действием (давлением) эволюционных факторов. Во-первых, это процесс возникновения мутаций, так как он не только поставляет материал для эволюционных явлений, но и изменяет генофонд популяции.

Во-вторых, это колебания численности популяций в положительную и отрицательную сторону, сменяющие друг друга более или менее регулярно, так называемые *волны жизни* или *популяционные волны.* В одних случаях они связаны с сезоном года (у многих насекомых, у однолетних растений). В других случаях волны наблюдаются через более длительные сроки и связаны с колебаниями климатических условий или урожаев кормов (массовое размножение белок, зайцев, мышей, насекомых). Иногда причиной изменения численности популяций являются лесной пожар, наводнение, очень сильные морозы или засухи.

Волны эти совершенно случайно и резко изменяют в популяции концентрации редко встречающихся генов и генотипов. В период спада волн одни могут исчезнуть полностью, притом случайно и независимо от их биологической ценности. А другие также случайно останутся и при новом нарастании численности популяции резко повысят свою концентрацию. Популяционные волны, как и мутационный процесс, поставляют случайный ненаправленный наследственный материал для естественного отбора.

В-третьих, это изоляция, т. е. возникновение различных преград к свободному скрещиванию (стр. 19—20).

Все рассмотренные факторы не направляют эволюционный процесс в какую-либо определенную сторону, хотя выводят на эволюционную арену новые генотипы и влияют на напряженность давления естественного отбора. *Единственным элементарным эволюционным фактором направляющего значения является естественный отбор,* так как его действие (давление) обусловлено конкретными условиями среды и ведет к приспособлению для существования в ней.

В результате совместного действия этих факторов в пределах популяции не каждое изменение генофонда (элементарное эволюционное явление) может привести к образованию новых популяций и в дальнейшем подвидов и видов, а только длительно проверенное естественным отбором.

Образование подвидов. При усилении изоляции между подвидами скрещивание особей все более и более затрудняется и может прекратиться. И, возможно, в дальнейшем отбор и дивергенция приведут подвид к образованию нового вида.

В средней полосе Советского Союза произрастает более 20 видов лютика. Все они произошли от одного родоначального вида. Потомки его захватили различные места обитания — степи, леса, поля — и благодаря изоляции и дивергенции постепенно обособились друг от друга сначала в подвиды, потом в виды (рис. 10).

Четыре вида синиц образовались в связи с пищевой специализацией: синица большая (*1*) питается крупными насекомыми в садах, парках; лазоревка (*2*) добывает мелких насекомых в щелях коры, в почках; хохлатая синица (*3*) питается семенами хвойных деревьев; московка (*5*) питается преимущественно насекомыми в лесу.

Рис. 10.

Виды в роде лютиков:
1 — лютик жестколистный; *2* — лютик-прыщинец; *3* — лютик золотистый; *4* — лютик кассубийский; *5* — лютик ядовитый.

Виды в роде синиц:
1 — большая синица; *2* — лазоревка; *3* — хохлатая синица; *4* — гаичка; *5* — московка.

Видообразование продолжается и в наше время. На Кавказе живет сойка с черным оперением на затылке. За самостоятельный вид ее еще нельзя считать — это подвид обыкновенной сойки. В Америке встречаются 27 подвидов певчего воробья. Большинство из них внешне мало отличаются один от другого, но некоторые имеют резкие отличия. Со временем промежуточные по своим признакам подвиды могут вымереть, а некоторые, с резкими отличиями, стать самостоятельными молодыми видами, утеряв способность скрещиваться друг с другом.

Вид черного дрозда в настоящее время распадается на две группы, еще не различимые внешне. Но одна из них обитает в глухих лесах, другая держится близ жилья человека. Это начало образования двух подвидов. Популяции и подвиды иногда неразличимы.

1. Какими чертами характеризуется микроэволюция? 2. Почему популяцию считают элементарной эволюционной структурой? 3. Что служит элементарным эволюционным материалом? 4. Что такое элементарное эволюционное явление и какие причины его вызывают? 5. Какое значение имеет каждый элементарный эволюционный фактор? Почему направляющее значение имеет только естественный отбор? 6. Правильно ли рассматривать внутривидовые группировки (популяции, подвиды) только как зачатки новых видов в недрах уже существующих? Почему?

14. СПОСОБЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Способы видообразования могут быть объединены в две группы: образование нового вида путем географической и экологической изоляции популяций.

Географическое видообразование. Этот способ очень распространен и хорошо изучен. Он связан с расширением ареала исходным видом или с расчленением ареала на изолированные части исторически возникшими физическими преградами (изменения климата, горы, реки). При расширении ареала популяции вида встречаются с новыми почвенно-климатическими условиями, а также с новыми сообществами животных, растений и микроорганизмов. Например, вид лиственница даурская возник путем преобразования лиственницы сибирской, распространенной от Урала до Байкала, путем расширения ее ареала на восток. В условиях Крайнего Севера образовался особый вид мака с уменьшенными, сильно опушенными листьями, быстрым развитием коротких цветоносов и ранним цветением.

Вид синицы большой представляет сложный комплекс популяций и подвидов, находящихся на разных ступенях изоляции. Ареалы трех подвидов синицы большой — евроазиатского, южноазиатского и восточноазиатского — образуют кольцо вокруг центральноазиатского нагорья — кольцевой ареал. Подвиды занимают хорошо очерченные ареалы, но в контактных зонах южноазиатские синицы скрещиваются с двумя другими подвидами. Восточноазиатские и евроазиатские, обитая совместно в долинах верхнего Амура, не скрещиваются. Обособление ареалов синиц и образование их подвидов связано с наступлением ледника.

Разрыв сплошного ареала на изолированные части в связи с возникновением различных преград ведет к изоляции популяций и видов. У лесного ландыша до наступления ледника был сплошной ареал, который с оледенением распался на изолированные части; на них сформировались самостоятельные, четко отграниченные популяции, признаваемые некоторыми учеными за молодые виды.

На Кавказе в местностях, разделенных высокими горами, водятся особые подвиды бабочек, ящериц и пр. В озере Байкал живут многие виды и роды ресничных плоских червей, ракообразных и рыб, больше нигде не встречающиеся. Это озеро отделено от других водных бассейнов горными хребтами уже около 20 млн. лет и только через реки сообщается с Северным Ледовитым океаном.

Экологическое видообразование. Такой путь образования новых видов можно наблюдать в тех случаях, когда популяции одного вида занимают новые места обитания (экологические ниши), расположенные в пределах ареала этого вида. Например, один вид традесканции сформировался на солнечных скалистых вершинах, а другой — в тенистых лесах. В пойме нижней Волги образовались виды житняка, костра, щетинника (мышея), которые

дают семена до разлива реки или после него. Этим они обособлены от исходных видов, растущих на незаливаемых местах и осеменяющихся по преимуществу во время разлива.

В одном и том же местообитании условия существования могут различаться и естественный отбор может привести популяции и виды к изоляции.

Популяции севанской форели различаются по срокам нереста, местами и глубиной нерестилищ (озеро, река).

В связи с разным количеством укосов и сроками их у полупаразитирующего растения погремка большого (сем. норичниковых) образовались новые подвиды. Сначала образовался подвид погремок большой летний, затем он разбился на два подвида: погремок большой весенний раннеспелый и погремок большой летний позднеспелый. Естественным отбором, связанным с хозяйственной деятельностью человека, созданы подвиды, изолированные по срокам цветения. Некоторые ученые считают их видами.

В популяциях группы особей могут несколько различаться по некоторым признакам, а следовательно, и генотипам. Стабилизирующим отбором они могут закрепиться и существовать длительное время в относительной изоляции друг от друга, как, например, у львиного зева, аквилегии. Особи популяций этих растений легко скрещивать и получать плодовитое потомство. В природе некоторые внутрипопуляционные группы тех же самых видов почти не скрещиваются, так как пчелы переносят пыльцу только определенной группы.

Изоляция подобных группировок в недрах популяции происходит вследствие, например, разницы в сроках цветения, сроках нереста, питания и может привести к образованию новых видов, близких, но самостоятельных (большая и малая голомянка в озере Байкал).

Границы между разными способами видообразования условны: на разных этапах микроэволюции один способ сменяет другой или они действуют совместно. Первичная географическая изоляция может в дальнейшем присовокупить действие экологической, почему бывает трудно установить границы каждого способа.

Завершение микроэволюции. Способы видообразования в отдельности и совместно не всегда приводят к образованию нового вида. Многие внутрипопуляционные группировки и популяции могут просуществовать разное время и вымереть полностью; лишь незначительная часть их разовьется до нового вида. Но любой способ ведет через отбор к улучшению приспособлений популяции в целом к конкретным условиям среды. Благодаря естественному отбору процесс образования новых видов носит дивергентный и приспособительный характер.

Главным признаком нового вида служит его нескрещиваемость в природных условиях с другими видами. Внутри нового вида, возможно, снова будут протекать микроэволюционные процессы и благодаря естественному отбору будут вырабатываться новые приспособленности или совершенствоваться имеющиеся.

Образованием нового вида завершается микроэволюция.

Вид — это качественно особый, неповторимый этап в развитии органического мира. Вид представляет собой результат эволюции, протекавшей в прошлые геологические эпохи. Вместе с тем вид является современным этапом эволюции, в чем можно убедиться, изучая видообразование, происходящее в настоящее время.

Следовательно, вид имеет возможности и для дальнейшей эволюции в будущем, поскольку она начинается в популяциях — в пределах вида (стр. 34), но при условии, что он не является узкоприспособленным к определенным условиям.

Многообразие видов. Постепенно в процессе эволюции виды усложнялись, органический мир поднимался на все более высокую ступень развития. Однако повсюду в природе одновременно сосуществуют животные и растения с разной сложностью организации.

Почему же естественный отбор не «поднял» все низкоорганизованные группы на высшую ступень организации?

Естественным отбором все группы растений и животных приспособлены лишь к своим условиям существования, поэтому и не могли подняться все на одну и ту же высокую ступень организации. Если эти условия не способствовали повышению сложности строения, то она и не повышалась, так как, по словам Дарвина, «при очень простых жизненных условиях высокая организация не оказала бы никакой услуги». В Индийском океане при более или менее постоянных условиях обитают виды головоногих моллюсков (наутилусов), почти не изменившихся за многие десятки миллионов лет. То же можно сказать и о современных кистеперых рыбах. Такие виды — тупики эволюции, так как они узкоприспособлены только к своим условиям жизни.

Результаты естественного отбора. Естественный отбор имеет три тесно связанных важнейших следствия:

1) постепенное усложнение и повышение организации живых существ;

2) относительную приспособленность организмов к условиям внешней среды;

3) многообразие видов.

? 1. Покажите разные ступени группировок внутри вида на примере синицы большой. 2. Приведите примеры образования новых видов разными способами и поясните их. 3. Может ли начаться образование нового вида внутри одной популяции? В каких случаях? Поясните на примерах. 4. Как объяснить одновременное сосуществование в природе низших и высших организмов? 5. Какие результаты имеет естественный отбор? Поясните примерами.

15. СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ — ОТОБРАЖЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Многообразие видов, ныне живущих и вымерших, указывает на их огромную роль как необходимой предпосылки к дальнейшей эволюции — образованию высших систематических групп.

Макроэволюция. Виды могут стать участниками эволюционных событий более крупного масштаба по сравнению с элементарными явлениями, ограниченными популяцией или группировками в ее пределах. Эти события связаны с большими группами особей и их преобразованиями в ряду многих-многих миллионов поколений на больших пространствах и на протяжении огромных промежутков времени.

Эволюционный процесс образования из видов новых родов, из родов — новых семейств и т. д. называют макроэволюцией. Она происходит в исторически грандиозные промежутки времени и недоступна непосредственному изучению.

Макроэволюция — надвидовая эволюция, в отличие от микроэволюции, происходящей внутри вида, внутри его популяций. Однако принципиальных отличий между этими процессами нет, так как в основе макроэволюционных процессов лежат микроэволюционные. Высшая систематическая группа берет начало в процессах микроэволюции, происходящих в популяциях. В макроэволюции действуют те же процессы — борьба за существование, естественный отбор, дивергенция и связанное с ними вымирание.

Без микроэволюции не было бы многообразия видов, а следовательно, макроэволюция имела бы в основе малое количество видов — единиц эволюции.

Эволюция жизни на Земле осуществляется микро- и макроэволюционными процессами в их единстве. Роль отдельных видов в эволюции выявляется исторически: в образовании высших систематических групп, получивших от них начало. А изучение образования новых видов — единиц эволюции — помогает выяснить происхождение высших систематических групп.

Систематические группы. В настоящее время распределяют организмы по группам, используя систематические категории: тип (отдел — для растений), класс, отряд (порядок — для растений), семейство, род, вид. Для обширных систематических групп добавляют промежуточные категории: подтипы, подклассы и др. Многочисленность систематических категорий вызывается чрезвычайным многообразием видов и стремлением ученых дать такую систему растительного и животного мира, которая отображала бы родственные связи между группами организмов.

Схема эволюции систематических групп (рис. 9) наглядно показывает образование из видов высших систематических групп. Она отображает постепенное расхождение видов, имеющих общих предков, и родство видов между собой.

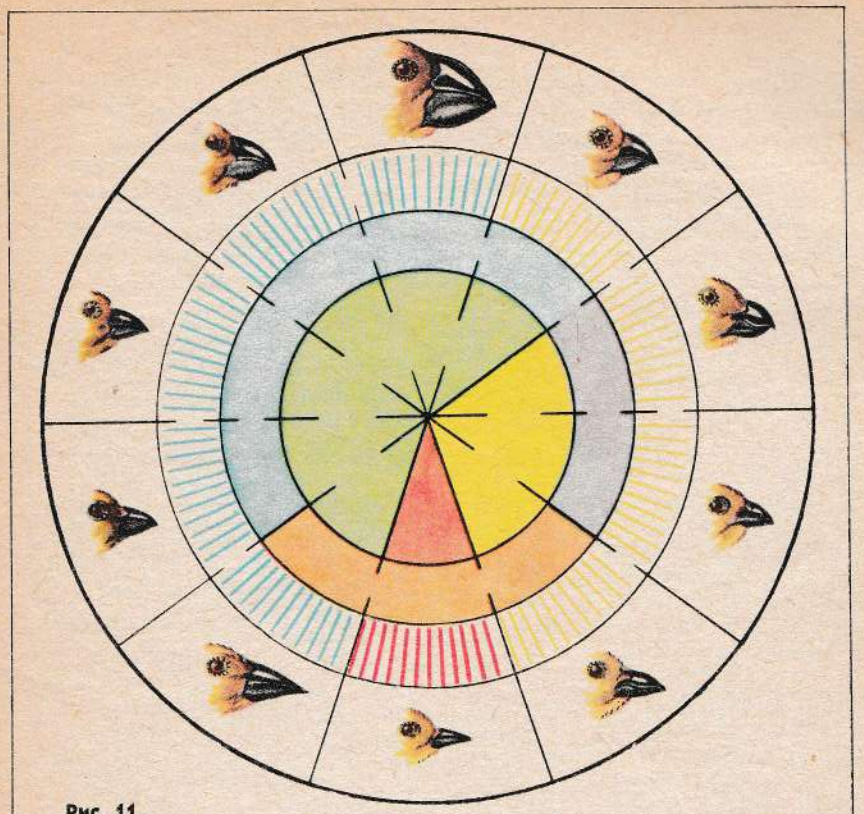


Рис. 11.
Строение клюва и род пищи у дарвиновских вьюрков: синим штрихом показаны виды одного рода; желтым — другого рода; красным — виды третьего рода.

Каждая высшая систематическая группа, начиная от рода, объединяет группы, стоящие по рангу ниже и имеющие общего предка. Род объединяет виды, произошедшие от одного предка и оказавшиеся в результате естественного отбора и дивергенции способными существовать и успешно размножаться в различных экологических нишах.

Признаки (критерии), на основании которых близкие виды объединяются в роды, хорошо видны на примере дарвиновских вьюрков (стр. 15). На Галапагосских островах вьюрки представлены тремя родами: 1) земляные, 2) древесные и 3) славковые. Земляные вьюрки гнездятся в засушливой зоне и кормятся большей частью на открытых местах; древесные гнездятся в засушливой зоне и питаются на деревьях; славковые занимают разные местообитания. Главный признак, по которому различают виды вьюрков, — строение клюва, тесно связанное с особенностями питания (рис. 11). На цветках кактуса питается кактусовый земля-

ной вьюрок, у которого длинный клюв и расщепленный язык. У большого земляного вьюрка толстый массивный клюв, отлично справляющийся с крупными семенами. Дятловый древесный вьюрок получил свое название за прямой, как у дятла, клюв, которым он долбит древесную кору, ползая вверх и вниз по стволу. Отсутствие длинного языка он восполняет кактусовой иглой или веточкой, удерживая ее в клюве и выковыривая насекомых из отверстия в коре, которое выдолбил. Все виды дарвиновских вьюрков не скрещиваются; некоторые виды образуют подвиды — значит, видообразование продолжается. Все виды вьюрков произошли от одного исходного вида.

Конвергенция. Если условия существования и направление действия естественного отбора сходны у животных различных систематических групп, то иногда они приобретают сходные же приспособления к среде обитания. Этот процесс получил название *конвергенции* — схождения признаков. Например, передние роющие конечности крота и медведки очень сходны, хотя эти животные относятся к разным типам. Сильно напоминают друг друга по форме тела китообразные и рыбы. Сходны конечности у плавающих животных, относящихся к разным классам. Конвергентными бывают и физиологические особенности. Накопление жира у ластоногих и китообразных объясняется результатом естественного отбора в условиях водной среды.

Конвергенция в пределах далеких систематических групп (типов, классов) объясняется только действием сходных условий существования на течение естественного отбора (рис. 12). На конвергенцию у сравнительно близкородственных животных влияет еще и единство их происхождения, которое как бы облегчает возникновение сходных наследственных изменений. Именно поэтому она наблюдается чаще в пределах одного и того же класса.

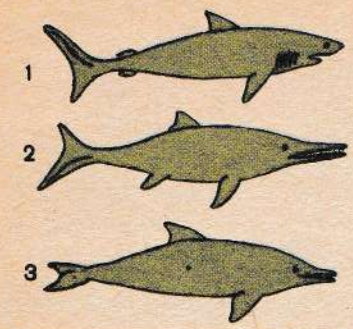
Принципы современной классификации. Искусственная система строилась на немногих произвольно взятых признаках (вспомните классификацию растений Линнея). Попытки создать естественную систему до Дарвина не могли быть успешными, так как натуралисты искали в ней отображение порядка, якобы установленного в природе творцом, а не родство видов.

В настоящее время при классификации растений и животных учитывают признаки родства видов как с ныне живущими, так и с вымершими. Признаки приспособленности могут быть весьма сходными, но оказаться результатом конвергенции, а не общего происхождения. Дельфин и акула внешне похожи, хотя по происхождению они далеки друг от друга.

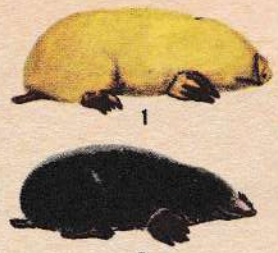
Определяя место животного или растения в системе, учитывают совокупность его признаков в различном возрасте, а также признаки, обнаруженные у ископаемых предков.

В современной системе виды распределяют по группам на основе связей между ними по происхождению, что отображает сам ход эволюции. Взаимоотношения между основными группами современных организмов, сложившиеся в процессе эволюции, представляют наподобие ветвей двух могучих стволов дерева. Родословное древо в целом и его ветвление отчетливо выявляет общий характер макроэволюции: поднятие общей организации живых существ от менее сложных к более сложным, дивергентный и приспособительный ход эволюции. Современная система, в отличие от додарвиновской искусственной, показывает большую или меньшую степень родства видов, объединяемых в один род, родов — в одно семейство и т. д. Тем не менее она еще не совершенна, так как происхождение некоторых групп не выяснено.

Рис. 12.



Конвергенция у водных позвоночных:
1 — акула; *2* — ихтиозавр; *3* — дельфин.



Конвергенция у роющих млекопитающих:
1 — сумчатый крот; *2* — крот обыкновенный.

В современной систематике широко используют данные о сходстве или различии хромосомного аппарата видов, что часто помогает выяснению родственных отношений между систематическими группами (стр. 19).

? 1. Сравните процессы микро- и макроэволюции. В чем их отличие? 2. В чем состоит их единство в эволюции жизни на Земле? 3. По рисунку 9 разберите, как идет образование из видов, родов высших систематических групп. Отметьте виды, роды более близкие и более далекие в родственном отношении. 4. Приведите примеры конвергенции и объясните причины ее возникновения.

ГЛАВА III.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Ко второй половине XIX в. накопились обширные фактические данные, которые Ч. Дарвин использовал как доказательства эволюции. Позднее был собран новый огромный материал; он не только доказывает факт эволюции, но и позволяет судить, как происходил процесс эволюции. Анатомия устанавливает общее в строении современных организмов различных систематических групп сравнением их между собой. Эмбриология обнаруживает черты сходства у ныне живущих организмов, сравнивая их индивидуальное развитие из яйца, семени или споры до взрослого состояния. Палеонтология изучает остатки вымерших организмов и выявляет сходство их и различие с современными. Биогеография раскрывает причины распределения растений и животных на Земле. Каковы же основные доказательства эволюции?

16. СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ

Клеточное строение. Открытие клеточного строения растений, животных и человека принесло одно из самых веских доказательств единства органического мира. Почти все организмы, даже принадлежащие к видам разных классов и типов, состоят из клеток.

Общий план строения позвоночных. Несмотря на крупные различия во внешнем виде, образе жизни и поведении между позвоночными животными, принадлежащими к разным классам, у них можно найти общий план в строении и расположении органов.

Наличие двусторонней симметрии, полости тела, позвоночника, черепа, головного и спинного мозга, а также двух пар конечностей и др. (рис. 13) свидетельствует о единстве происхождения всех позвоночных.

Гомология. Сравнение отдельных органов у позвоночных животных, относящихся к разным классам, дает не менее убедительное доказательство. Передние конечности позвоночных, несмотря на различные функции и внешний вид, имеют единый план строения, развиваются у зародышей из сходных зачатков с одинаковым расположением на теле животного. Скелет передних конечностей состоит из плеча, предплечья, образованного локтевой и лучевой костями, костей запястья, пястья и фаланг пальцев. В скелете задних конечностей также находим единый план строения: бедренную кость, большую и малую берцовые кости, кости предплюсны и плюсны.

Органы, соответствующие друг другу по строению и происхождению независимо от выполняемых ими функций, называют гомологичными (форзац 5).

Рис. 13. Общий план строения позвоночных:
1 — человека; *2* — шимпанзе; *3* — лягушки.

Полное соответствие в костях конечностей, несмотря на некоторые отличия в форме, размерах, количестве, может быть объяснено только единством их происхождения. Гомологи есть и в конечностях различных насекомых.

Гомологичные органы наблюдаются и у растений. Усики посевного гороха, иглы барбариса, колючки кактусов — видоизмененные листья. Лепестки в цветке белой кувшинки гомологичны тычинкам, утратившим в процессе эволюции способность образовывать пыльцу; переход от лепестков к тычинкам хорошо заметен. Корневища купены, папоротника, ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука, являющиеся подземными побегами, гомологичны.

Аналогия. У многих животных различных систематических групп есть конвергентные органы. Крылья птицы, бабочки и летучей мыши нужны для полета. Но крылья бабочки — особое образование на спинной стороне груди, а крылья птицы и летучей мыши — измененные передние конечности.

Органы, выполняющие однородные функции, но не имеющие сходного плана строения и происхождения, называют аналогичными. Для установления родства между организмами они не имеют существенного значения. Аналогичны жабры рыбы и речного рака, роющие конечности крота и медведки (рис. 14).

Примером аналогичных органов у растений служат колючки и шипы, которые выполняют сходную функцию (защита от поедания животными), но образуются они различно. Колючки кактусов и иглы барбариса — видоизмененные листья, у боярышника они являются видоизмененными укороченными побегами на стеблях, а шипы розы, шиповника, малины — выросты кожицы.

Рудименты и атавизмы. Рудиментами называют органы, утратившие в процессе эволюции свое первоначальное значение для сохранения вида и находящиеся в стадии исчезновения (лат. «рудиментум» — зачаток, здесь: остаток).

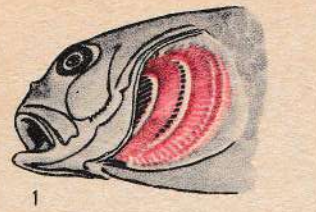


Рис. 14.
Аналогичные органы:
1 — жабры рыбы;
2 — речного рака;
3 — роющие конечности крота; *4* — медведки.

Например, у безногой ящерицы-веретеницы есть рудиментарный плечевой пояс. У птиц в крыле из трех сохранившихся пальцев первый и третий рудиментарны. Второй и четвертый пальцы у лошади, остатки костей таза и задних конечностей у кита (рис. 15) также рудиментарны.

Рудиментарные органы бывают и у растений. На корневищах пырея, ландыша, папоротника, комнатного растения аспидистры есть чешуйки — рудиментарные листья. В краевых цветках соцветия нивяника, астр, бархатцев, подсолнечника и многих других сложноцветных под лупой хорошо заметны недоразвитые тычинки и пестики.

Наличие рудиментов можно объяснить только тем, что эти органы у далеких предков были нормально развиты и функционировали, но в процессе эволюции потеряли свое биологическое значение и сохранились в виде остатков.

Рудименты служат важными доказательствами исторического развития органического мира. Ни один из противников Дарвина не пытался ссылаться на рудименты в своих возражениях; слишком нелепо было бы приписывать создание нецелесообразных, бесполезных органов «разумной высшей силе».

Историческое развитие органического мира подтверждают также атавизмы (лат. «атавус» — предок). **Атавизмами называют случаи возврата у отдельных особей к признакам предков.**

Иногда появляется третья пара сосков на вымени коровы, что указывает на ее происхождение от животных с числом сосков больше чем 4. Жеребята иногда рождаются зебровидно окрашенными, есть случаи появления черной полосы на спине гнедых лошадей — это возврат к масти диких предков.

Переходные формы. Сравнительно-анатомическое изучение организмов позволяет установить переходные формы.

Переходными формами называют такие, которые соединяют в своем строении признаки низших и высших классов. Например,

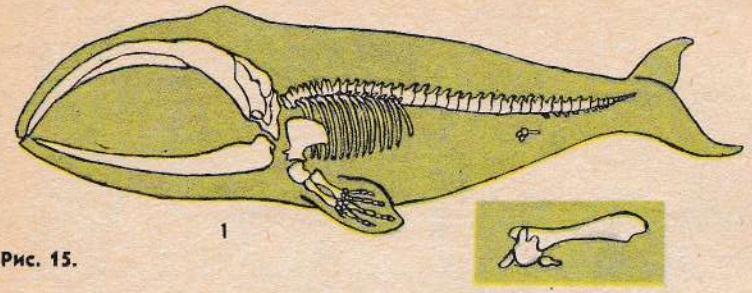


Рис. 15.

1 — скелет кита;
2 — рудимент тазового пояса.

в строении низших млекопитающих имеются черты, приближающие их к пресмыкающимся. Утконос и ехидна (отряд яйцекладущих) имеют клоаку и при размножении откладывают яйца подобно пресмыкающимся.

1. Пользуясь форзацем 5, укажите гомологичные кости в конечностях позвоночных; отметьте отличия, связанные с дивергенцией и приспособлением к различным условиям жизни. 2. Пользуясь живыми насекомыми, коллекциями или форзацем 5, рассмотрите строение конечностей различных насекомых. Отметьте гомологичные части. 3. Укажите гомологичные и аналогичные органы на следующих примерах: жабры рыбы, рака; крыло птицы, летучей мыши, жука; передние конечности крота, лягушки, медведки. 4. Какие сравнительно-анатомические данные Дарвин считал наиболее вескими? 5. В чем значение современных переходных форм для биологической науки?

17. ЭМБРИОЛОГИЯ

Сходство зародышей. Все многоклеточные организмы развиваются из яйца. Процессы оплодотворения и развития зародышей различных животных протекают во многом сходно. Зародыш хордовых в своем индивидуальном развитии последовательно напоминает представителей типов одноклеточных, кишечнополостных, червей, затем подтипа бесчерепных, позднее классов подтипа черепных и т. д.

Подобные факты можно объяснить только общим происхождением всех живых существ.

Проследим сходство между зародышами представителей различных классов позвоночных. На более ранних стадиях развития (рис. 16) отмечаются удивительно похожие контуры тела, наличие хвоста и зачатков конечностей, сходная форма головы, по бокам глотки — жаберные карманы. Это говорит о единстве происхождения позвоночных.

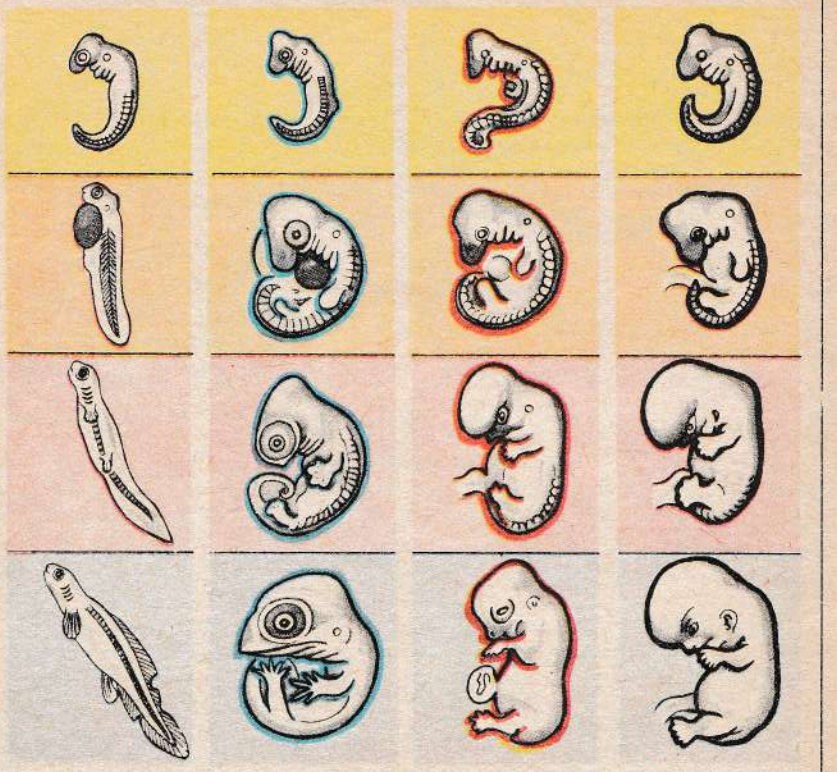


Рис. 16.
Сравнение зародышей позвоночных на разных стадиях развития:
1 — рыба; *2* — ящерица; *3* — кролик; *4* — человек.

Расхождение признаков у зародышей. По мере развития черты сходства между зародышами ослабевают и видно, к каким классам относятся зародыши (проследите по рисунку 16). Затем в пределах класса можно различить зародышей представителей отрядов. Постепенно намечаются признаки рода и вида.

У зародышей человекообразной обезьяны гориллы и человека строение головы сначала сходно (рис. 17). Позднее у человеческого зародыша лоб выступает вперед и определяются особенности распределения волосяного покрова, а у зародыша гориллы заметно обнаруживаются выдающиеся вперед челюсти. Расхождение признаков наблюдается в индивидуальном развитии всех позвоночных.

Биогенетический закон. Во второй половине XIX в. немецкие ученые Ф. Мюллер и Э. Геккель установили так называемый биогенетический закон: каждая особь в индивидуальном развитии (*онтогенез*) кратко повторяет историю развития своего вида (*филогенез*), или короче: *онтогенез есть краткое повторение филогенеза.*

Изучение развития зародыша или личинки дает возможность представить основные этапы истории данного вида. Например, у зародышей всех наземных позвоночных кровеносные сосуды, отходящие от сердца, сходны с сосудами рыб (рис. 18). Наличие жаберных щелей и хвоста у человеческого зародыша можно объяснить также только повторением истории вида в индивидуальном развитии. Гусеница бабочки, личинка жука согласно биогенетическому закону повторяют червеобразную стадию у зародышей предков насекомых. Головастик у лягушки — повторение рыбообразной стадии у зародышей предков земноводных.

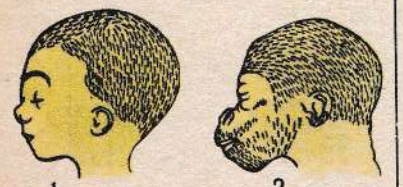
Биогенетический закон относится и к растениям. В развитии почек у клена, бузины, малины заметен переход почечных чешуй в листья. Чашелистики бутонов гортензии сначала зеленые, что показывает на их листовое происхождение; потом они становятся белыми, розовыми и пр. (ошибочно их иногда называют лепестками). Из споры мха образуется сначала зеленая ветвящаяся нить, похожая на нитчатую водоросль, — это говорит о родстве наземных растений с водорослями.

Биогенетический закон Геккеля — Мюллера, выражая глубокую связь между онтогенезом и филогенезом, имел большое значение для выяснения родственных связей между организмами.

Дальнейшие исследования зародышевого развития показали необходимость поправок к биогенетическому закону.

У зародышей некоторых видов повторение филогенеза нарушается в связи с развитием приспособлений к жизни в период онтогенеза. Такие признаки связаны с современными условиями существования зародыша или личинки, а не с далекой историей вида, например: оболочки у зародышей пресмыкающихся, птиц

Рис. 17.

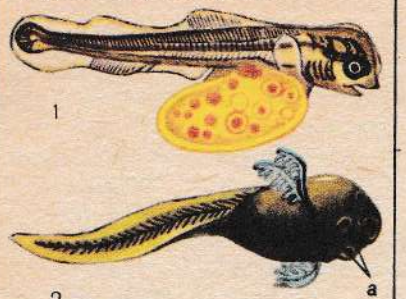


Голова зародыша:
1 — человека; *2* — гориллы.

Рис. 18.

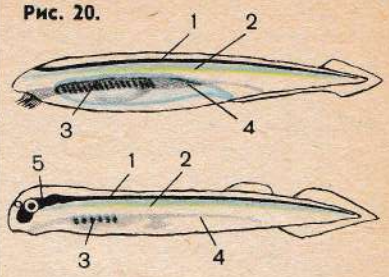
Кровеносная система:
1 — акулы; *2* — человеческого зародыша. Между жаберными щелями проходят кровеносные сосуды.

Рис. 19. Приспособления к зародышевому состоянию:



1 — желточный мешок у малька форели; *2* — присоска *(а)* и жабры у головастика.

Рис. 20.



Ланцетник *вверху*, зародыш рыбы *внизу:*

1 — нервная трубка; *2* — хорда; *3* — жаберные щели; *4* — кишечник; *5* — головной мозг.

и млекопитающих; желточный мешок у малька форели с запасом питательных веществ; нитевидные выросты оболочки яйца у акулы, которыми оно прикрепляется к подводной растительности; присоска и наружные жабры у головастика (рис. 19).

Зародышевое развитие не воспроизводит полностью все этапы исторического пути вида, многие из них выпадают. Это объясняется тем, что эволюция вида длилась миллионы лет, а развитие зародыша протекает очень быстро.

Поясним на примерах. У змей в процессе естественного отбора в связи с передвижением при отсутствии конечностей во много раз увеличилось число позвонков, ребер и мускульных сегментов по сравнению с ящероподобными предками этих животных. Если бы в онтогенезе полностью повторялся филогенез, то у зародышей змей на разных стадиях должно было быть постепенно возрастающее число позвонков, ребер и мускульных элементов. В действительности они закладываются сразу в количестве, характерном для взрослых змей; таким образом, здесь наблюдается сокращение — выпадение — ряда стадий. У птиц выпала первоначальная пятипалая стадия в развитии крыла: закладываются четыре пальца, а не пять (в скелете крыла сохранились три).

В онтогенезе происходит повторение зародышевых стадий предков, а не их взрослых форм. Например, у зародыша млекопитающего, как и у зародыша рыбы, закладываются жаберные щели. Это означает, что в онтогенезе млекопитающего сохранились и повторяются стадии, общие с зародышами рыб, а не взрослого организма.

Еще пример: русский ученый А. О. Ковалевский установил значительное сходство между личинками ланцетника и морского животного асцидии (подтип оболочников, тип хордовых): они плавают, имеют хорду, нервную трубку и т. п. Ланцетник сохраняет эти признаки во взрослом состоянии, только менее подвижен (рис. 20). Взрослая асцидия, ведущая прикрепленный образ жизни, этих признаков не имеет (рис. 21). Следовательно, ланцетник повторяет в онтогенезе стадии, общие с личинкой асцидии, а не с ее взрослой формой.

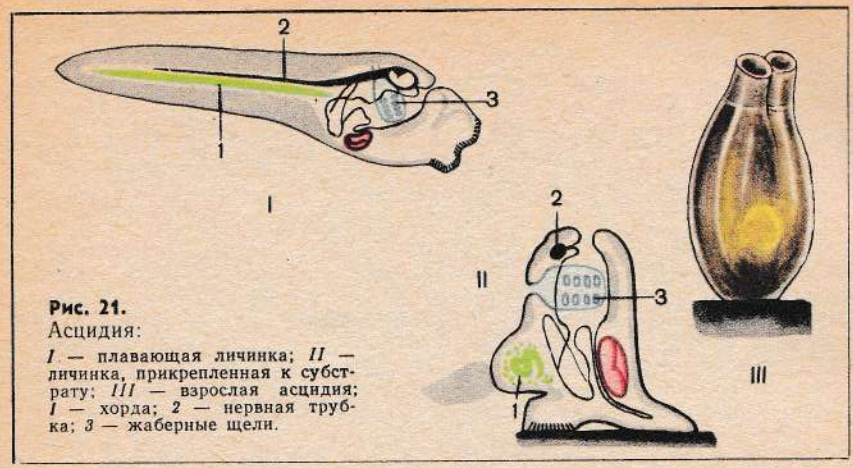


Рис. 21.
Асцидия:

I — плавающая личинка; *II* — личинка, прикрепленная к субстрату; *III* — взрослая асцидия; *1* — хорда; *2* — нервная трубка; *3* — жаберные щели.

Современные представления о биогенетическом законе. Биогенетический закон подвергся дальнейшей разработке и уточнениям со стороны многих ученых, и современные представления о нем существенно изменились, особенно благодаря трудам А. Н. Северцова.

А. Н. Северцов показал, что в онтогенезе не только выпадают некоторые стадии, но и возникают такие изменения органов, которых не было у зародышей предков. Как это происходит? Мутации возникают у организма в течение всей его жизни как во взрослом состоянии, так и у зародыша. Если они крупные и нарушают ход зародышевого развития, зародыш гибнет; мелкие же могут оказаться полезными взрослому организму в борьбе за существование. Если они подхватятся естественным отбором и будут передаваться по наследству, то, возможно, включатся в филогенез, изменяя его ход.

Новые признаки возникают на разных стадиях онтогенеза. Однако изменения в строении тела, которые остаются у взрослых животных и отличают их от животных других систематических групп, чаще закладываются на ранних стадиях. Например, рыбообразная личинка лягушки (отряд бесхвостых амфибий) имеет очень короткое туловище. А личинка тритона (отряд хвостатых амфибий) на той же стадии отличается удлиненной формой, остающейся и во взрослом состоянии. Известно, что оба эти отряда произошли от одних общих предков и уже позднее дивергировали.

Следовательно, сокращение числа позвонков, которое привело в процессе эволюции к возникновению бесхвостых амфибий, появилось у их предков не во взрослом состоянии, а на ранней стадии развития зародыша, когда позвоночник только еще формировался. Точно так же объясняется большое различие в дли-

не и числе закладывающихся позвонков у зародышей змей и ящериц, хотя они произошли от общих предков.

Если новые признаки наследуются и, не нарушая хода онтогенеза, оказываются полезными организму во взрослом состоянии, то в процессе естественного отбора они сохраняются в потомстве. Так в *онтогенезе организмов закладываются новые пути их исторического развития — филогенеза.*

? 1. Какие признаки в индивидуальном развитии организмов различали Мюллер и Геккель? 2. Приведите примеры древних признаков у животных. Почему считают эти признаки древними? 3. Какие поправки и дополнения были сделаны учеными к биогенетическому закону? 4. Как объяснить такие факты: 1) угорь обитает в реках, но для метания икры идет в море; 2) лосось мечет икру в реках, хотя обитает в море? 5. Составьте коллекции, иллюстрирующие биогенетический закон на растениях. (Задание рассчитано на длительное время.)

18. БИОГЕОГРАФИЯ

Науку, изучающую закономерности современного распространения растений и животных на Земле, называют *биогеографией.* Она располагает фактами, свидетельствующими в пользу эволюционного учения.

Сходство и отличие фаун. По распространению наземных животных различают пять зоогеографических областей суши: 1) Голарктическую, 2) Индо-Малайскую, 3) Эфиопскую, 4) Неотропическую и 5) Австралийскую (рис. 22). На континентах представлены все типы и классы животных. Сравнение более мелких систематических групп — отрядов, семейств, родов и видов — показывает существенную разницу в фаунах.

Рассмотрим несколько примеров.

Евразия и Северная Америка разделены Беринговым проливом, но обнаруживают большое сходство в составе фауны. На обоих континентах водятся олени, рыси, волки, лисицы, медведи, бобры, выдры, зайцы — одинаковые или очень близкие виды. Американскому бизону соответствует родственный вид — европейский зубр; сибирскому оленю маралу — американский олень вапити.

Евразия, географически составляющая одно целое с Африкой, резко отличается от нее по своей фауне: нет шимпанзе, горилл, жирафов, лемуров, мартышек, слонов, носорогов, характерных для Центральной и Южной Африки и Юго-Восточной Азии с прилегающими островами, хотя они разделены морями.

Северная и Южная Америка — два континента, соединенные Панамским перешейком. В Южной Америке обитают броненосцы, ленивцы и муравьеды, широконосые обезьяны, тапиры и ламы, страусы нанду, колибри и др., которых нет ни в Северной Америке, ни в Евразии. Различия наблюдаются среди более древних форм.

В Австралии своеобразный животный мир: почти все млекопитающие (исключая привезенных) относятся к подклассу сум-

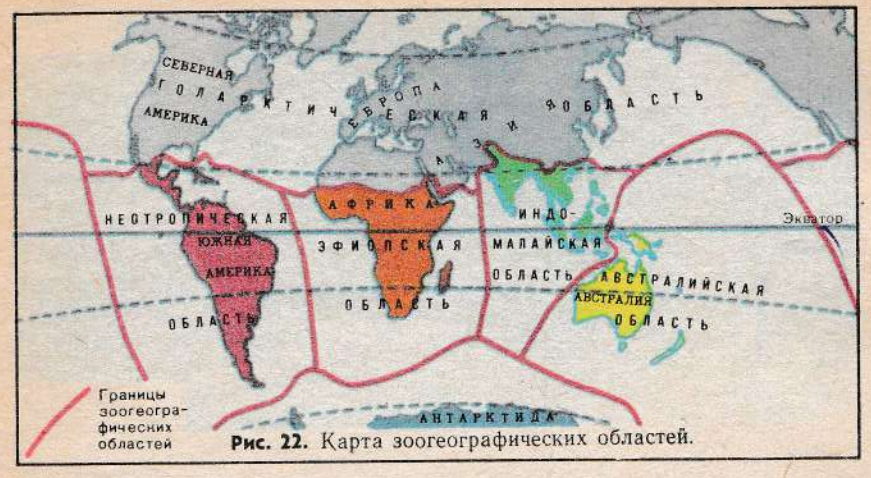


Рис. 22. Карта зоогеографических областей.

чатых. Здесь сохранились яйцекладущие утконос и ехидна (стр. 57), которых нигде нельзя больше встретить. Птицы эму и казуары; киви-киви, птица-лира и много других, отличающихся ярким оперением и повадками от птиц всех иных областей.

В Новой Зеландии встречается гаттерия, внешне похожая на ящерицу, — представитель давно вымершего отряда первоящеров. У гаттерии в течение всей жизни сохраняются остатки хорды.

Сходство и отличие флор. Между флорами тех континентов, фауны которых сходны, наблюдается также сходство. Отличиям в составе фауны сопутствуют и отличия между флорами. Так, в Евразии и Северной Америке европейские и американские виды клена, ясеня, сосны и ели являются близкими, родственными.

Флора Австралии, как и ее фауна, особенно своеобразна. Характерны вечнозеленые жестколистные леса Западной Австралии: эвкалипты, акации с черешками, расширенными наподобие листа; древние голосеменные — саговники, похожие на пальмы или древовидные папоротники. В степях и полупустынях — густые заросли кустарников из семейств бобовых, миртовых и др.

Причины сходства и различия фаун и флор. Современный состав фауны и флоры различных континентов можно объяснить, если рассматривать его исторически, т. е. в связи с историей континентов. Каждый вид когда-то образовывался в определенной области и распространялся из этого центра, пока не оказался перед высокими горами, обширными пустынями, морями, реками и т. п. В дальнейшем фауны и флоры областей и участков суши, разделенных естественными преградами, развивались обособленно. Если такое обособление произошло недавно, то наблюдается большое сходство фаун и флор по сравнению с давно изолированными друг от друга областями.

Берингов пролив, разделяющий теперь Евразию и Северную Америку, образовался сравнительно недавно, когда их фауны и флоры уже приобрели современный облик. Видообразование в условиях недавней изоляции могло привести к возникновению новых видов и родов, но не высших группировок.

Сходство между фаунами Юго-Восточной Азии и Центральной и Южной Африки (Индо-Малайская и Эфиопская зоогеографические области) объясняется распространением животных из одного центра — Центральной Азии— во время наступления ледника с севера.

Резкое различие между фаунами Северной Америки, Евразии и Южной Америки указывает на относительно недавнее соединение Северной и Южной Америки. Когда-то их разделял океан. Фауны материков развивались самостоятельно.

Своеобразие фауны Австралии объясняется очень давним обособлением этого континента, когда еще не было высших млекопитающих. Животный мир Австралии развивался долгое время совершенно изолированно от фаун других значительно больших континентов, где эволюция идет быстрее. Благодаря этому здесь уцелели очень древние группы животных, вытесненные на других континентах более совершенными группами.

Фауны и флоры островов. На Галапагосских островах Дарвин нашел местные, т. е. эндемичные, виды ящериц, черепах, птиц, улиток и насекомых, а также растений, но близкие южноамериканским видам. Видообразование островных и материковых фаун шло в разных направлениях, что и привело к образованию эндемичных видов и родов (стр. 63). Весьма своеобразны фауны замкнутых водных бассейнов. Наиболее ярким примером служит озеро Байкал, где более $^3/_4$ видов фауны эндемичны.

Современное географическое распределение животных и растений можно понять и объяснить только с эволюционной точки зрения.

? **1. В чем своеобразие фауны Австралийской области? Какими причинами оно объясняется? 2. Как объяснить резкое отличие между фаунами Голарктической и Неотропической областей? 3. Какую роль играют естественные преграды в образовании видов? Покажите это на примерах.**

19. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Ископаемые остатки. Только ничтожная часть организмов или их остатков могла сохраниться в земных пластах. Мягкие части тела обычно разлагаются, не оставляя следов. Твердые части, разрушаясь более медленно, замещаются кремнеземом из проникающих к ним минеральных растворов, образуя окаменелости. Иногда в горной породе остается полость, соответствующая форме данного организма; со временем она заполняется илом или песком, затвердевает и получается как бы его окаменевший слепок. В других случаях организмы медленно обугливаются и оставляют словно типографский оттиск на породе. В земных слоях сохранились и дошли до нашего времени отпечатки частей тела вымерших животных, растений, более или менее полные скелеты, костные и хитиновые, челюсти, зубы, рога, чешуи, раковины, панцири, следы ног, пыльца.

На тонких прозрачных шлифах, получаемых при микроскопических исследованиях осадочных пород, обнаружили остатки бактерий. Осадочные железные и марганцевые руды, бокситы, фосфориты, глинистые морские и пресноводные отложения включают массу бактерий.

По ископаемым остаткам палеонтологи восстанавливают внешний вид и строение организмов такими, какими они были при жизни.

Эры и периоды. Историю Земли и жизни на ней ученые разбивают на определенные промежутки времени — эры, которые подразделяют на периоды. Продолжительность эр и периодов узнают определением количества продуктов распада радиоактивных элементов в пробе породы, содержащей остатки. Этот распад идет при любых внешних условиях с постоянной скоростью. За каждые 100 млн. лет от 1 *кг* урана остается 985 *г* и образуется 13 *г* свинца и 2 *г* гелия. Узнав, сколько свинца и гелия содержит взятая проба, подсчитывают, какое время ушло на их образование, т. е. каков геологический возраст горной породы.

В истории Земли различают следующие эры (стр. 86—87): *кайнозойскую* — новую, *мезозойскую* — среднюю, *палеозойскую* — древнюю, *протерозойскую* — ранней жизни и *архейскую* — начало развития Земли. Названия эр происходят от греческих слов. Наименования периодов даны в большинстве случаев по названию местности, где впервые обнаружили характерные для них ископаемые остатки.

Смена фаун и флор на Земле. Преемственность в развитии фауны и флоры любой области многократно нарушалась горообразовательными процессами, наступлениями и отступлениями моря. Допустим, море заняло участок суши, а затем отступило и суша снова образовалась на этом месте. Ее фауна и флора уже не будут представлены видами, являющимися непосредственными потомками тех видов, которые населяли прежнюю сушу.

Сопоставление ископаемых остатков из земных пластов разных геологических эпох убедительно свидетельствует об изменении органического мира во времени. В самых древних пластах заключены остатки представителей лишь типов беспозвоночных, а в более поздних пластах — остатки представителей типа хордовых. Позже появились на Земле классы позвоночных. В более молодых геологических пластах содержатся остатки животных и растений, относящихся к видам, похожим на современные.

Данные палеонтологии дают большой материал о преемственных связях между различными систематическими группами.

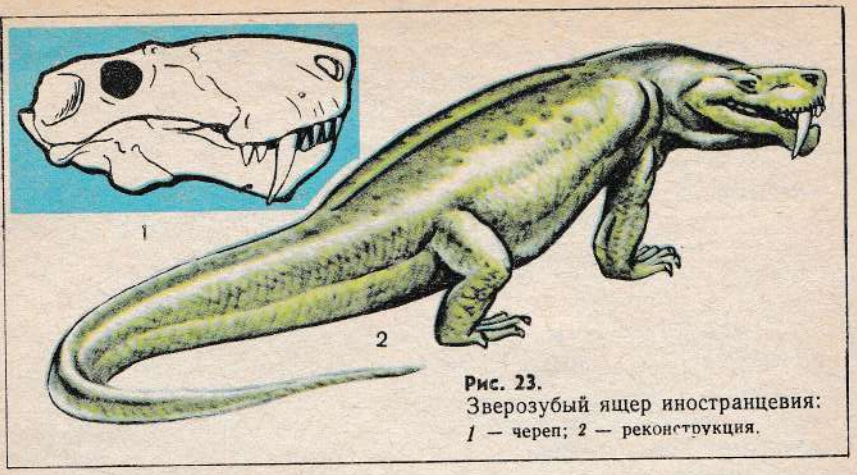


Рис. 23.
Зверозубый ящер иностранцевия:
1 — череп; *2* — реконструкция.

В одних случаях удалось установить переходные формы, в других — филогенетические ряды, т. е. ряды видов, последовательно сменяющих один другой.

Ископаемые переходные формы. Среди ископаемых организмов были открыты, как и у современных (стр. 56), переходные формы.

На берегах Северной Двины была найдена группа зверозубых рептилий (рис. 23). У них есть сходство с млекопитающими в строении черепа, позвоночника и конечностей, а также в делении зубов на клыки, резцы и коренные. Зверозубые рептилии — переходная форма.

Большой интерес с эволюционной точки зрения представляет находка *археоптерикса* в сланцах юрского периода мезозойской эры (рис. 24). Это животное величиной с голубя имело признаки птицы, но сохраняло еще черты пресмыкающихся.

Признаки птиц: сходство задних конечностей с цевкой, наличие перьев и общий вид.

Признаки пресмыкающихся: длинный ряд хвостовых позвонков, брюшные ребра и наличие зубов. Археоптерикс не мог быть хорошим летуном, так как у него слабо развиты грудная кость (без киля), мышцы крыльев и грудные. Позвоночник и ребра не являлись жесткой костной системой, устойчивой при полете, как у современных птиц.

В силурийском периоде (стр. 87) появились и широко распространились в следующем, девонском периоде *псилофиты* (рис. 25) — небольшие травянистые и деревянистые растения, произраставшие по берегам морей. У них имелся разветвленный стебель, часто покрытый чешуевидными выростами, подземная часть которого напоминала корневище с ризоидами. Корней и листьев еще не было. Стебель уже был дифференцирован на ткани проводящие, покровные и механические; кожица имела устьица, обеспечивающие газообмен и испарение воды. Псилофиты произошли от зеленых водорослей и являлись переходными формами от низших, бессосудистых споровых к высшим споровым, сосудистым растениям — плауновым, хвощовым и папоротниковым. Вместе с тем псилофиты были переходными от водных к наземным растениям.

Рис. 24.
Археоптерикс:
1 — отпечаток; *2* — реконструкция.

Филогенетические ряды. Палеонтологам удалось восстановить ряды некоторых копытных, хищных, моллюсков и др.

Русский ученый В. О. Ковалевский на основании палеонтологических находок восстановил эволюцию лошади (рис. 26). Наиболее древний ее предок (начало палеогена) — *эогиппус* ростом с лисицу, с четырехпалыми передними конечностями, трехпалыми задними и бугорчатыми зубами травоядного типа. Жил он в местностях с теплым и влажным климатом, среди высоких трав и кустарников, передвигался скачками.

К концу неогена растительность стала более сухой и грубой; в открытых степных пространствах спасение от врагов можно было найти в быстром беге, других средств защиты у этих животных не было. Естественный отбор проходил в направлении удлинения ног и сокращения поверхности опоры — уменьшения количества пальцев, достигающих почвы, упрочения позвоночника, что способствовало быстрому бегу. Изменение характера пищи повлияло на образование складчатых зубов. В результате произошла полная перестройка организма этих животных.

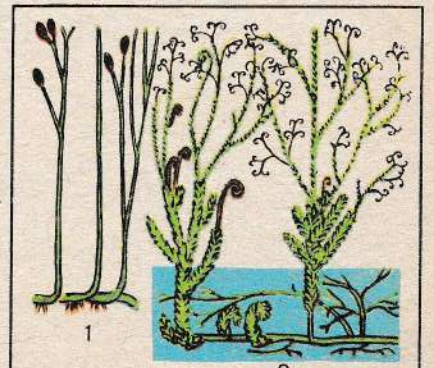


Рис. 25. Псилофиты:
1 — риния — простого строения; *2* — астероксилон — более сложного.

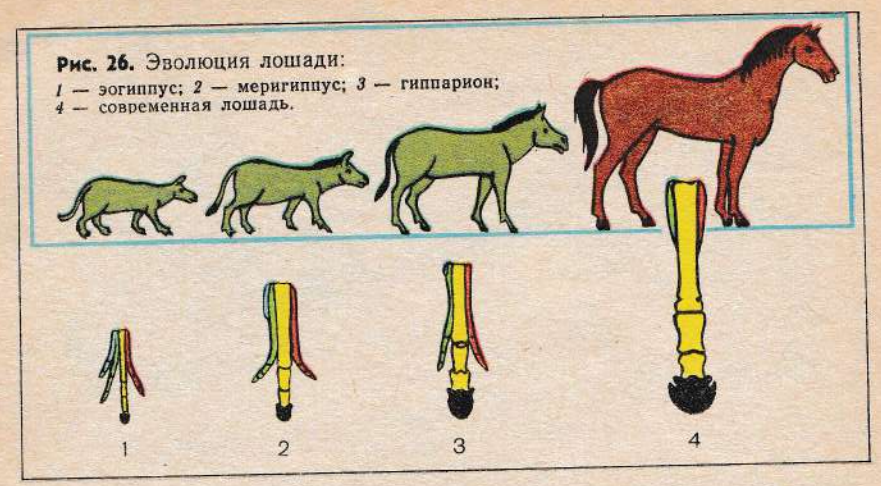


Рис. 26. Эволюция лошади:
1 — эогиппус; *2* — меригиппус; *3* — гиппарион; *4* — современная лошадь.

Несмотря на огромную неполноту палеонтологической летописи, на что указывал еще Дарвин, общая картина развития жизни на Земле представляется ясно. По мере перехода от более древних земных слоев к новым наблюдается постепенное повышение организации животных и растений, постепенное приближение фаун и флор к современным.

? 1. Какие доказательства в пользу эволюции дает палеонтология? 2. Приведите примеры современных и ископаемых переходных форм. 3. Какое значение имеют ископаемые формы для изучения органического мира? 4. Какое значение в науке имеют исследования филогенетических рядов?

РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Результаты исследований, полученные в различных областях биологической науки, дополняют друг друга и позволяют проследить за главнейшими этапами развития органического мира — макроэволюцией (стр. 50).

Каким же был органический мир в отдаленные геологические эры и периоды? По каким направлениям происходило его развитие, пока он не приобрел современный облик?

20. МОРЕ — ПЕРВИЧНАЯ СРЕДА РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

Ранние этапы развития жизни на Земле. Вместе с другими планетами солнечной системы Земля образовалась, как предполагают, 5—7 млрд. лет назад. Многие сотни миллионов лет условия, необходимые для жизни, отсутствовали. Это была звездная эра в истории Земли.

Первая геологическая эра — *архейская,* продолжительностью 900 млн. лет — почти не оставила следов органической жизни: осадочные слои архейского возраста были сильно видоизменены под действием высокой температуры и давления. Наличие пород органического происхождения — известняка, мрамора, углистых веществ — указывает на существование в архейскую эру бактерий и сине-зеленых водорослей — клеточных предъядерных форм. Они распространяются в морях и выходят на сушу. В результате их жизнедеятельности вода насыщается кислородом, а на суше начинаются почвообразовательные процессы. Бактерии и сине-зеленые водоросли не дали начала новым группировкам и остались до нашего времени обособленными.

В архейскую эру произошли три крупных изменения в развитии живых организмов: возникновение полового процесса, фотосинтеза и многоклеточности.

Половой процесс возник в форме слияния двух одинаковых клеток у жгутиковых, считающихся наиболее древними одноклеточными. Некоторые современные жгутиковые размножаются так и в настоящее время. Позднее половое размножение происходило при помощи специальных половых клеток. При половом процессе мужская и женская половые клетки сливаются, образуя зиготу. Из нее развивается организм, содержащий генотипы отца и матери, что дает комбинации различных признаков в потомстве, а следовательно, расширяет возможности действия естественного отбора. Новый способ размножения как полезный в сохранении видов был закреплен естественным отбором, и теперь он преобладает в животном и растительном мире.

Возникновение фотосинтеза положило начало разделению единого ствола жизни на два — растения и животные — путем дивергенции организмов по способу питания и типу обмена ве-

ществ. Древние жгутиковые питались как растения и как животные. Представление о них дает современная эвглена зеленая, которая на свету питается как растение, а в темноте — как животное. Некоторые первичные организмы существовали за счет разложения органических веществ в морях; другие — за счет энергии, выделявшейся при химических реакциях. (И в наше время есть бактерии, которые используют энергию, освобождаемую при окислении, например, азота, серы, железа). Появились организмы, начавшие синтезировать пигмент хлорофилл; они перерабатывали углекислый газ и воду в органические вещества на солнечном свету. Это были первые растительные организмы — зеленые водоросли. Насыщение воды кислородом, накопление его в атмосфере и наличие пищи создали предпосылки для развития животных в воде, защищавшей живые организмы от губительного ультрафиолетового излучения. Со временем в атмосфере стал образовываться озон O_3, поглощающий почти все ультрафиолетовое излучение, — защита жизни на поверхности воды и суши. В первичной атмосфере Земли кислорода не было, жизнедеятельность первых организмов обеспечивалась процессом брожения наподобие современных дрожжей. С появлением кислорода в атмосфере — результата фотосинтеза — мог возникнуть и развиваться процесс дыхания.

Возникновение многоклеточного строения повлекло дальнейшее усложнение в организации живых существ: дифференциацию тканей, органов и систем, их функций. Предками многоклеточных организмов, вероятно, были организмы, подобные колониальным формам одноклеточных жгутиковых. Первые многоклеточные животные были, вероятно, близки к губкам и кишечнополостным.

Протерозойская эра длилась 2000 млн. лет. Господство синезеленых водорослей сменяется обилием зеленых водорослей, в том числе и многоклеточных. В эволюционном отношении они представляли большой шаг вперед, так как обладали более совершенными способами питания и размножения по сравнению с одноклеточными водорослями. Расчленение тела у многоклеточных водорослей путем ветвления и образования различных выростов, напоминавших по виду листья, стебли и корни, увеличивало поверхность соприкосновения с внешней средой, откуда они получали питательные вещества и воду.

Остатки животного мира крайне редки и малочисленны, но по ним можно судить о том, какой бесконечно длинный путь развития был уже пройден органическим миром. Известны остатки всех типов беспозвоночных животных, включая высокоразвитые типы — иглокожих и членистоногих. Предполагают, что в конце протерозойской эры появились первичные хордовые — подтип бесчерепных, единственным представителем которых в современной фауне является ланцетник (стр. 60—61).

Важнейшим этапом усложнения морфофизиологической организации было возникновение животных с двусторонней симметрией тела, которая привела к дифференцировке его на передний

конец и задний, а также на брюшную и спинную стороны. Передний конец является местом, где развиваются органы чувств, нервные узлы, а в дальнейшем — головной мозг. Спинная сторона выполняет защитную функцию, в связи с чем здесь развиваются различные кожные железы, механические образования (колючки, волоски), покровительственная окраска. Брюшная сторона обеспечивает движение и захват пищи. Поведение животного изменяется, возрастают подвижность, ловкость и энергия жизнедеятельности в целом. Подавляющее большинство многоклеточных животных двусторонне-симметричны.

Растения и животные в протерозойскую эру еще не заселили сушу, но бактерии, одноклеточные водоросли и простейшие могли существовать во влажных местах, принимая участие в процессах почвообразования.

Палеозойская эра. В *кембрийском* периоде, кроме бактерий и одноклеточных водорослей, получили распространение крупные многоклеточные водоросли, одни — прикрепленные ко дну, другие — плавающие в толщах вод.

О фаунах кембрийского и *ордовикского* периодов свидетельствуют ископаемые остатки, относящиеся ко всем современным типам: простейшим, кишечнополостным, губкам, червям (три типа), иглокожим, моллюскам, членистоногим, хордовым.

В морях *силурийского* периода процветали плеченогие. Это небольшие сидячие животные (длиной до 10 *см*) с двустворчатой раковиной; в современной фауне их осталось не более 200 видов. В илистом грунте ползали или плавали у самого дна представители членистоногих — трилобиты, которые долгое время оставались наиболее высокоорганизованными животными. Самые крупные трилобиты достигали 75 *см* в длину. Обнаружены остатки бесчелюстных позвоночных животных — щитковых. Это небольшие животные с внутренним хрящевым скелетом и твердым внешним панцирем; отдаленные потомки их — современные миноги.

У щитковых было настолько сложное строение, что возникает предположение о существовании их предков еще в протерозойскую эру, остатки которых до нас не дошли.

В процессе дальнейшей эволюции происходили главным образом дивергенция типов животного мира и замена первоначальных низкоорганизованных, примитивных форм более высокоорганизованными.

1. По геохронологической таблице (стр. 86—87) ознакомьтесь с длительностью эр и периодов (не заучивая). Обратите внимание на изменения в растительном и животном мире в архейскую и протерозойскую эры а также в кембрийский и силурийский периоды палеозойской эры. 2. Какие крупные изменения произошли в развитии органического мира на самых ранних этапах? 3. В каких условиях могло начаться развитие животных?

21. РАЗВИТИЕ НАЗЕМНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ПАЛЕОЗОЙСКУЮ ЭРУ

Выход растений на сушу. В конце *силурийского* периода в связи с бурными горообразовательными процессами большая территория суши освободилась из-под воды; многие виды водорослей погибли. Часть зеленых многоклеточных водорослей приспособилась к новой среде обитания — суше, хотя и часто заливаемой водой. Можно предполагать, что такими растениями оказались псилофиты. Считают, что они возникли еще в кембрийском периоде.

По сравнению с зелеными многоклеточными водорослями, от которых они произошли, псилофиты претерпели крупнейшие изменения. У них возникли ткани: покровная (с устьицами), механическая, поддерживающая тело в пространстве, и проводящая (стр. 66). Распространение псилофитов на суше было уже подготовлено утолщением слоя озона в атмосфере и жизнедеятельностью бактерий, водорослей и простейших, создавших первую почву.

Накопление в почве органических остатков способствовало появлению бесхлорофилльных растений — грибов.

С середины *девонского* периода постепенно убывают псилофиты и исчезают к концу его. Они дали начало более высоким по организации плауновым, хвощовым и папоротниковым.

Каменноугольные леса. В развитии наземной растительности произошел крупный эволюционный подъем около 350 млн. лет назад, в начале *каменноугольного* периода с его теплым влажным климатом и воздухом, богатым углекислым газом вследствие сильной вулканической деятельности. Распространились огромные леса из папоротникообразных — гигантских папоротников, древовидных хвощовых и плауновых — высотой 15—30 *м*. По сравнению с псилофитами они обладали многими преимуществами: хорошим развитием корневой и проводящей систем, а также листьев. Но в размножении они еще были связаны с водой, необходимой для передвижения их половых клеток, снабженных жгутиками, при оплодотворении: эта стадия сохраняется в развитии и современных папоротникообразных.

Растительность каменноугольного периода способствовала образованию плодородных почв, а благодаря им пышно развивалась наземная растительность. Она обогатила атмосферу кислородом, что имело важное значение для развития наземных животных: продукты фотосинтеза обеспечивали питание живых организмов (за исключением некоторых бактерий).

Леса каменноугольного периода образовали месторождения каменного угля, имеющего для нас исключительное значение.

Древнейшие семенные растения. В каменноугольный период в лесах произрастали семенные папоротники — древнейшие голосеменные, у которых вместо спор развивались семена. Семенные папоротники ясно указывают на происхождение голосеменных растений от споровых.

Возникновение семенных растений было огромным прогрессивным шагом, определившим всю дальнейшую эволюцию растений. У семенных растений половые клетки лишены жгутиков и оплодотворение происходит без участия воды. Зародыш находится в семени и поэтому защищен от неблагоприятных влияний; семя содержит большой запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша. Папоротникообразные нуждаются в наличии воды для оплодотворения. Спора у них представляет собой всего одну клетку с очень ограниченным запасом питательных веществ, для развития заростка необходима влажная почва.

С конца каменноугольного периода в связи с усиленным горообразованием, охватившим в следующем, *пермском*, периоде весь земной шар, влажный климат почти повсеместно сменился сухим. Древовидные папоротникообразные стали быстро вымирать. В сырых и тенистых местах удержались мелкие формы. Вымерли и семенные папоротники. Более высокоорганизованные голосеменные растения оказались жизнестойкими, так как размножение семенами позволило им распространяться на сухих местах. Богатое развитие и широкое распространение голосеменных продолжалось почти до конца мезозойской эры.

Выход позвоночных на сушу. Появление и развитие наземных растений создало важнейшие предпосылки — изменение химического состава атмосферы и запасы пищи — для выхода животных на сушу и дальнейшего развития их в новых условиях.

Исключительно важные эволюционные изменения произошли у рыб в *девонском* периоде. Первое крупное преобразование связано с появлением челюстноротых панцирных рыб. Считают, что их предками была одна из групп щитковых (стр. 71). Челюстные панцирные рыбы обладали внутренним хрящевым скелетом и подвижными костными челюстями — скелетом переднего конца пищеварительной трубки, парными плавниками и костным панцирем. Возникновение челюстей было важным этапом по пути повышения общей организации позвоночных. Животные, обладавшие костными челюстями, могли активнее охотиться, энергичнее справляться с добычей, в связи с чем в процессе естественного отбора совершенствовались нервная система, органы чувств, инстинкты, все поведение. В результате конкуренции челюстноротые вытеснили панцирников. Потомки челюстноротых — современные хрящевые рыбы, например акулы и скаты.

В девонских морях обитали двоякодышащие рыбы. Они могли дышать атмосферным воздухом при помощи плавательного пузыря, ползать на суше, используя плавники, но в основном жили в воде, в которой условия питания и размножения были для них благоприятны.

Выход на сушу осуществила другая группа животных. Это была появившаяся в девонском периоде новая группа рыб — кистеперые (рис. 27, *1*). Они имели два способа дыхания — жаберное и дополнительное легочное при помощи одного или двух пузырей, открывающихся на брюшной стороне пищевода.

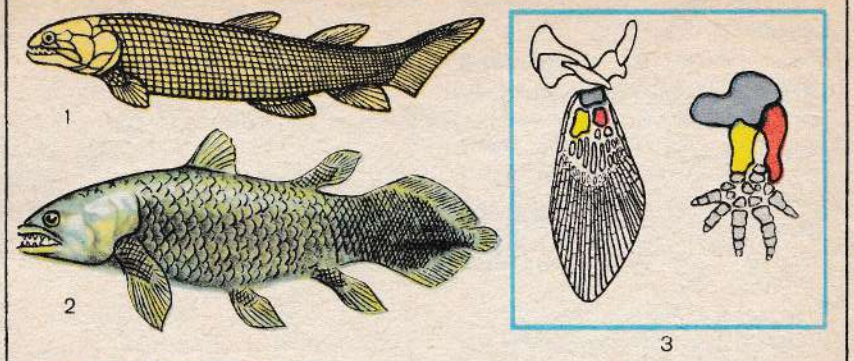


Рис. 27. Кистеперые рыбы:
1 — ископаемая; *2* — современная (латимерия); *3* — плавник древней кистеперой рыбы в сравнении с конечностью наземного позвоночного.

Плавники кистеперых не были специализированы для выполнения одной функции: они служили при плавании, но порой и при ползании. Скелет плавника кистеперой рыбы гомологичен скелету пятипалой конечности позвоночных (рис. 27, *3*). Все эти особенности характеризуют древних кистеперых как новую группу животных, более высокоорганизованную по сравнению со всеми тогда существовавшими.

Кистеперые обитали в пресных водоемах. В мезозойскую эру одна из ветвей кистеперых переселилась в моря. Представители ее дожили до наших дней: в 1938 г. в Индийском океане, у берегов Африки, поймали несколько экземпляров кистеперых, считавшихся полностью вымершими (рис. 27, *2*).

Самыми примитивными наземными позвоночными считают древних земноводных. Установлено, что они произошли от одной из групп кистеперых, представители которой были крупнее и обладали более мощными плавниками. Они жили в неглубоких водоемах, периодически высыхавших. Это заставляло животных переползать в оставшиеся лужи. На основе наследственной изменчивости в процессе естественного отбора плавники превратились в конечности, пригодные для передвижения на суше. Выход на сушу кистеперых произошел благодаря строению конечностей и легочному дыханию.

Древнейшие земноводные стегоцефалы (панцирноголовые) обитали в болотистых местах. Размножение, развитие яиц и личинок, дышавших жабрами, происходили, как и у всех современных земноводных, в воде. Как и папоротникообразные, первые наземные животные не могли распространяться в глубь суши и занимать места, удаленные от водоемов. По сравнению с современными земноводными их далекие предки отличались разнообразием размеров (от нескольких сантиметров до 4 *м* в длину), наличием костных щитков на голове и мелких щитков на брюхе. Стегоцефалы соединяли признаки рыб, земноводных и пресмыкающихся. В строении их скелета (рис. 28) наряду с признаками земноводных (строение конечностей и наружный вид) можно отметить признаки рыб — двояковогнутые позвонки, наличие хорды, как у современных осетровых. В коже стегоцефалов были сильно развитые окостенения, подобные чешуе рыб. Вместе с тем у поздних стегоцефалов уже наметился шейный отдел позвоночника — признак пресмыкающихся. Стегоцефал — «сборная» форма.

Рис. 28. Скелет стегоцефала.

Теплый влажный климат, огромные леса и топи каменноугольного периода создавали исключительно благоприятные условия для расцвета групп земноводных, приспособленных к различным местообитаниям и находящихся на одном уровне организации.

В каменноугольный период на суше шло интенсивное и разностороннее развитие насекомых, пауков, скорпионов, обладавших воздушным дыханием и откладывавших яйца, защищенные от высыхания оболочкой. Считают, что пауки вышли на сушу еще в силурийском периоде.

В морях плавало множество рыб, особенно акул. Кораллы продолжали возводить свои известковые постройки; из раковин корненожек шло интенсивное образование горных пород. Дно усеивали плеченогие, моллюски, иглокожие; заметно убавилось трилобитов.

Ранее существовавшие типы и классы дивергировали на новые группы; вымирали одни ветви, происходил подъем и расцвет других. В процессе естественного отбора живые существа приспосабливались к разным местообитаниям, хотя и в пределах одной среды; это ослабляло действие конкуренции и способствовало сохранению видов.

В конце каменноугольного периода, особенно в начале пермского, создались засушливые условия, крайне неблагоприятные для земноводных. Развитие зародыша в воде, легочное дыхание, кровеносная система были несовершенными, а голая кожа не защищала от высыхания. Значительная часть крупных земноводных вымерла. Те же, которые могли укрыться в оставшихся болотах и топях, дали начало земноводным малых размеров.

Способной к дальнейшему завоеванию суши оказалась какая-то группа земноводных, которая претерпела очень большие изменения, полезные в новых условиях. У этих животных изменился способ размножения: возникло внутреннее оплодотворение; яйцо имело большой запас желтка, плотную оболочку и внутреннюю полость с жидкостью, что защищало зародыш от высыхания. Развитие зародыша происходило в яйце на суше. Эта

важная приспособленность положила конец зависимости размножения и развития животных от воды, так же как освободились от нее голосеменные. У взрослых животных развился роговой покров, защищавший их от высыхания; легкие и кровеносная система также оказались более совершенными при переходе этих животных полностью к жизни на суше. Возник новый класс позвоночных — пресмыкающиеся.

Появление древнейших пресмыкающихся было новым важным этапом в развитии животного мира: из низкоорганизованных земноводных возникли более высокоорганизованные пресмыкающиеся. Главным образом это были травоядные животные, но некоторые пресмыкающиеся перешли к хищному образу жизни. Особенно интересна группа зверозубых рептилий (стр. 66). Предполагают, что от потомков зверозубых рептилий взяли начало первые млекопитающие.

Итак, в палеозойскую эру происходило дальнейшее развитие беспозвоночных в воде; возникли бесчелюстные и челюстные панцирные рыбы. Растения и животные вышли на сушу; появились сосудистые споровые и голосеменные растения, кистеперые рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. В органическом мире происходили глубокие изменения; в разные геологические эры и периоды существовали различные флоры и фауны, преемственно сменявшие друг друга.

Ознакомление с наиболее важными этапами развития органического мира в течение первых трех эр (архейской, протерозойской и палеозойской) дает богатый исторический материал, на основании которого можно судить, в каких направлениях происходила эволюция.

? **1. Почему считают, что возникновение семенных папоротников повлияло на дальнейшую эволюцию растений? 2. Какие изменения в развитии рыб произошли в девонском периоде? Какое значение они имели в эволюции позвоночных? 3. Какие крупные изменения обусловили возникновение класса пресмыкающихся? 4. По геохронологической таблице (стр. 86—87) проследите изменения растительного и животного мира в различные периоды палеозойской эры.**

22. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Прогресс и регресс в органическом мире. Развитие живой природы шло по восходящей линии от низшего к высшему, от простого к сложному, т. е. по пути прогресса. Наряду с этим происходит приспособление видов к конкретным условиям жизни, что приводит к большей или меньшей специализации их, иногда очень узкой. Например, все строение и поведение дятла приспособлено к добыванию насекомых из-под коры деревьев. Весьма приспособленными к своеобразной жизненной обстановке являются черепахи, змеи, кроты.

Для понимания исторического развития органического мира очень важно определение основных направлений и путей эволюции. В разработке этой важнейшей для эволюционной теории

проблемы особенно большое значение имеют труды крупнейших советских ученых академиков А. Н. Северцова (1866—1936) и И. И. Шмальгаузена (1884—1963). Они установили два главных направления эволюции: биологический прогресс и биологический регресс, или дегенерация.

Биологический прогресс в эволюции характеризуется следующими основными чертами: 1) увеличением численности особей, относящихся к данному виду, 2) расширением ареала и 3) образованием новых видов, подвидов, популяций.

Наглядным примером вида, развивающегося по пути биологического прогресса, служит заяц-русак. Еще сто лет назад граница его распространения на севере доходила до линии Ленинград — Казань, а к востоку — до реки Урал. В настоящее время его ареал расширился. На север он распространился до Средней Карелии, на восток — до Омска. Сейчас известно около 20 его подвидов.

Еще один пример дают нематоды (круглые черви), которые заселяют в настоящее время всю почву Земли, моря и океаны, пресные водоемы. Многие из этих червей — паразиты растений, животных и человека.

Нематоды, так же как и заяц-русак, находятся в состоянии биологического прогресса.

Многие современные виды животных и растений охвачены процессами биологического прогресса. В сельском хозяйстве и в медицине очень важно учитывать процессы биологического прогресса тех или иных видов растений и животных.

Биологический регресс в эволюции характеризуется чертами прямо противоположными биологическому прогрессу: 1) уменьшением числа особей; 2) сужением ареала; 3) уменьшением числа видов, подвидов, популяций.

Биологический регресс в итоге часто ведет к вымиранию видов. Многочисленные примеры этого мы видели среди фауны палеозойской эры. Вымерли трилобиты, гигантские ракоскорпионы.

Из многочисленных ветвей древнейших земноводных остались только ветви, которые повели к образованию современных классов земноводных и пресмыкающихся. Давно исчезли псилофиты, древние папоротникообразные, семенные папоротники.

В современную геологическую эпоху испытывают биологический регресс, например, плеченогие, пышный расцвет которых относится к девонскому и каменноугольному периодам; в растительном мире — хвощовые и плауновые, наибольшее развитие которых наблюдалось в каменноугольном периоде.

С появлением человека причины биологического регресса часто связаны с изменениями, которые он вносит в ландшафты Земли, нарушая связи живых существ со средой, сложившиеся в процессе длительной эволюции.

Усиленное истребление некоторых видов человеком ведет их к биологическому регрессу (сокращение ареала европейского бобра, выхухоли, европейского зубра и других видов животных).

Биологический регресс всегда грозит вымиранием. Вот почему мероприятиями по охране природы важно не только сдерживать биологический регресс, но и предупреждать его.

Какими же путями осуществляются главные направления эволюции органического мира? А. Н. Северцов указал следующие пути: 1) ароморфоз, 2) идиоадаптация и 3) дегенерация.

Ароморфоз. Морфофизиологический прогресс, или ароморфоз, представляет такие эволюционные изменения, которые ведут к общему подъему организации, поднимают интенсивность жизнедеятельности, но не являются узкими приспособлениями к резко ограниченным условиям существования. Ароморфозы всегда ведут к биологическому прогрессу.

Ароморфозы дают значительные преимущества в борьбе за существование и делают возможным переход в новые среды обитания. В результате ароморфозов темпы эволюции обычно возрастают.

Ароморфоз создает возможности повышения выживаемости и понижения смертности в популяциях. При высокой выживаемости численность особей в популяциях возрастает, ареал расширяется, образование новых внутривидовых группировок, а в конечном счете и новых видов ускоряется.

На ранних этапах эволюции органического мира выделяются три крупных ароморфоза: 1) половой процесс, резко повысивший наследственную изменчивость, 2) фотосинтез, сделавший возможным использование солнечной энергии растениями, и 3) многоклеточность, открывшая широкие возможности усложнения строения и физиологии.

Важные ароморфозы у растений положили начало новому этапу в развитии органического мира — приспособление к жизни на суше, в новой, более сложной среде, чем водная. Вспомните глубокие изменения в строении и функциях у псилофитов по сравнению с водорослями (стр. 72).

Крупным ароморфозом в развитии растений был переход от размножения спорами к размножению семенами.

В животном мире следует отметить крупные ароморфозы у плоских червей, повлиявшие на всю дальнейшую эволюцию животных, — развитие двусторонней симметрии и трехслойности. Кроме эктодермы и энтодермы, у них возник третий зародышевый слой — мезодерма.

В процессе дальнейшей эволюции животных из этого слоя развились стенки кишечника, кровеносная система, мышцы, соединительная ткань, органы размножения, а у позвоночных — и скелет.

У позвоночных палеозойской эры можно проследить ряд ароморфозов: возникновение челюстей у панцирных рыб, легочный способ дыхания и строение плавников у кистеперых рыб. Крупными ароморфозами в развитии позвоночных было появление внутреннего оплодотворения и ряда приспособлений к развитию зародыша в яйце на суше. Характер ароморфоза носила также эволюция кровеносной системы от трубчатого сердца у

Рис. 29.
Примеры идиоадаптации:
1 — летяга; *2* — суслик крапчатый; *3* — слепыш; *4* — тушканчик; *5* — большая песчанка; *6* — бобр.

ланцетника к двух-, трех- и четырехкамерному сердцу у высших позвоночных, сопровождавшаяся обособлением большого и малого кругов кровообращения.

Крупные систематические группы — типы, классы, произошли путем ароморфозов.

Идиоадаптация. Идиоадаптации представляют такие эволюционные изменения организмов, которые способствуют приспособлению к определенным условиям среды обитания (частные приспособления). В противоположность ароморфозам, идиоадаптации не сопровождаются изменениями основных черт организации, а также общим подъемом уровня организации и интенсивности жизнедеятельности организмов. Например, в засушливые и жаркие периоды палеозойской эры у каких-то представителей класса земноводных в процессе естественного отбора выработались частные приспособления к определенным и ограниченным местообитаниям — в болотах и топях (стр. 75).

Никакого повышения уровня организации у земноводных при этом не произошло. Современные амфибии — лягушки, тритоны — хорошо приспособлены к условиям существования в мелких водоемах и сильно увлажненных местах суши.

Защитная окраска дает хороший пример приспособления животных к определенным условиям существования, не связанного с повышением организации. Примерами идиоадаптаций у растений могут служить многообразные приспособления цветка к перекрестному опылению ветром, насекомыми, птицами, приспособления плодов и семян к рассеиванию, приспособления листьев к уменьшению испарения.

Приспособления придонных рыб — камбаловых, скатов к жизни на самой поверхности дна (уплощение тела, окраска под цвет грунта) представляют типичные примеры идиоадаптаций.

Обычно мелкие систематические группы — виды, роды, семейства — в процессе эволюции возникают путем идиоадаптаций (рис. 29).

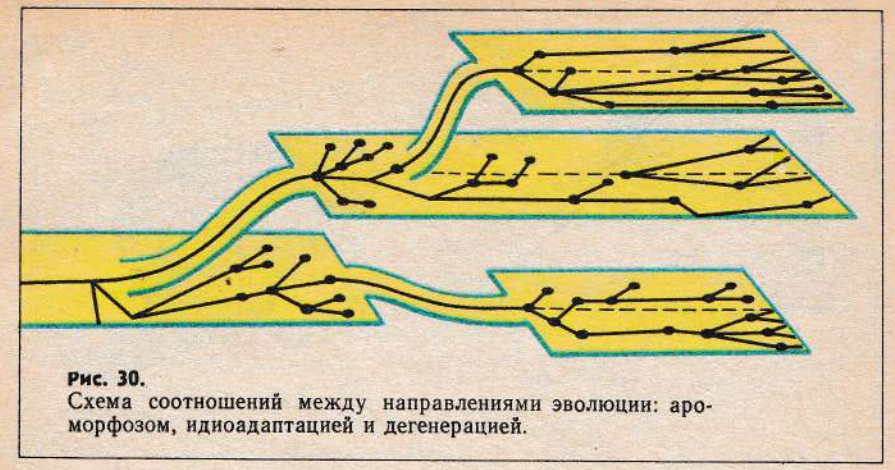


Рис. 30.
Схема соотношений между направлениями эволюции: ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией.

Общая дегенерация. Дегенерация, или морфофизиологический регресс, представляет эволюционные изменения, которые ведут к упрощению организации. Они обычно сопровождаются исчезновением ряда органов, потерявших свое биологическое значение.

Дегенерация часто связана с переходом к сидячему или паразитическому образу жизни. Упрощение организации обычно сопровождается возникновением различных приспособлений к специфическим условиям жизни. Например, у взрослой асцидии (тип хордовых) в связи с переходом к сидячему образу жизни отсутствуют кровеносная система, хорда, нервная система сведена к небольшому узелку.

У свиного цепня, лентеца широкого и других червей — паразитов человека нет кишечника, слабо развита нервная система, почти отсутствует способность к самостоятельному передвижению. Наряду с упрощением организации, эти животные обладают присосками и крючками, при помощи которых держатся на стенках кишечника своего хозяина. Они имеют также сильно развитые органы размножения и отличаются огромной плодовитостью, что обеспечивает сохранение вида и приводит его к биологическому прогрессу.

Повилика, паразитирующая на клевере, хмеле и других растениях, лишена главного органа — листа, а вместо корней у нее образуются на стебле присоски, которыми она высасывает питательные вещества из растения-хозяина.

Следовательно, общая дегенерация не исключает биологического прогресса. Многие группы паразитов, как мы это только что видели на примере ленточных червей или сидячих животных, находятся в состоянии биологического прогресса, хотя организация их претерпевает значительное упрощение. В определенных конкретных условиях внешней среды биологический прогресс может достигаться путем дегенерации.

Соотношение различных направлений эволюции. Пути эволюции крупных систематических групп (например, типов и классов) очень сложны, и в процессе их филогенеза происходила смена одного пути эволюции другим.

Ароморфозы происходят в эволюции различных групп животных и растений реже, чем идиоадаптации, но они знаменуют новые этапы в развитии органического мира.

Предпосылкой к новым ароморфозам большей частью служит общая примитивная организация, связанная со способностью органов к выполнению нескольких функций. Примитивная организация среди растений известна, например, у псилофитов, среди животных — у стегоцефалов.

В качестве примера многофункциональности органа можно привести конечность кистеперой рыбы, которая используется и для плавания, и для ползания по субстрату.

Новые высшие по своей организации группы возникают путем ароморфозов и при этом часто переходят в новую среду обитания (выход животных на сушу). Далее эволюция продолжается уже путем идиоадаптаций, иногда и регресса. Направления сменяют друг друга или сочетаются друг с другом.

Каждый ароморфоз открывает новые возможности для идиоадаптаций, которые обеспечивают более полное заселение среды путем захвата в ней различных местообитаний без повышения уровня организации.

Рассмотрите предложенную А. Н. Северцовым схему (рис. 30), иллюстрирующую соотношение между направлениями эволюции. Горизонтальные плоскости на схеме изображают различные уровни организации. Чем выше уровень организации, тем выше изображена соответствующая ему плоскость. Восходящие ленты обозначают пути ароморфозов: лента к сниженной плоскости выражает путь биологического регресса. Линии, соединяющие точки на каждой плоскости, показывают дивергентный ход эволюционного процесса путем идиоадаптаций.

Ознакомившись с направлениями и путями эволюции органического мира, продолжим рассмотрение дальнейших этапов ее в мезозойскую и кайнозойскую эры, где вы снова встретитесь с примерами ароморфозов, идиоадаптации и дегенерации.

? 1. Назовите главные направления эволюции и дайте определение каждого из них. Поясните примерами. 2. Приведите примеры ароморфозов у беспозвоночных и позвоночных животных. 3. Почему особенности строения псилофитов считают ароморфозными? 4. Почему переход растений от размножения спорами к размножению семенами является крупным ароморфозом? 5. Какие особенности организмов служат предпосылками для возникновения и развития ароморфозов? 6. Разберитесь в схеме (рис. 30) и, пользуясь ею, объясните соотношение между направлениями эволюции. 7. Какими путями достигается биологический прогресс? Какие процессы характеризуют биологический прогресс и биологический регресс?

Завоевание суши голосеменными растениями. В *триасовом* периоде на значительной части земного шара был континентальный климат. В новых условиях усилилось развитие голосеменных, получивших большое преимущество перед папоротникообразными (стр. 73).

Голосеменные перешли к новому способу оплодотворения. Половые клетки у них стали развиваться во внутренних тканях. Мужская половая клетка двигалась к женской по пыльцевой трубке без участия воды. Это был ароморфоз исключительно крупного значения, во многом обеспечивший дальнейшее завоевание суши растениями. Голосеменные распространялись чрезвычайно быстро благодаря переносу семян ветром и водой. Для мезозойской эры характерно необыкновенно богатое развитие голосеменных растений, продолжавшееся в *юрском* периоде и до *середины мелового.*

Победа покрытосеменных. В середине мелового периода голосеменные стали быстро вымирать в связи с сухостью климата и увеличением яркости солнечного света. Эти условия оказались благоприятны для недавно возникшей группы растений — покрытосеменных, которые быстро распространились на свободных местах. Их предками были древние голосеменные. К концу мезозойской эры уже существовали однодольные и двудольные растения. Предполагают, что наиболее древние формы покрытосеменных возникли в тропическом поясе на материке, который позднее стал дном океана.

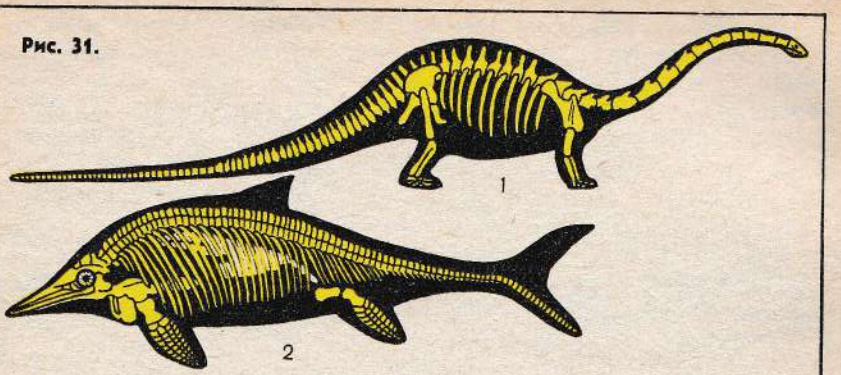
У покрытосеменных произошел крупный ароморфоз — развитие цветка, ставшее широким, универсального значения приспособлением к опылению.

В дальнейшем происходила идиоадаптация цветка; благодаря естественному отбору выработались многочисленные частные приспособления к опылению. Аналогично у покрытосеменных выработались приспособления к распространению плодов и семян, а также к уменьшению испарения воды листьями.

Покрытосеменные приобрели ряд важных приспособлений по сравнению с голосеменными. Семяпочки покрытосеменных скрыты в завязи, семена развиваются внутри плода, лучше защищены и обеспечены питательным материалом. У них яркие душистые цветки, привлекающие насекомых, и огромная поглощающая поверхность листьев и корней.

Покрытосеменные растения быстро завладели всей поверхностью Земли, освоили водную среду, дали разнообразные формы: деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы. Большую роль в быстром распространении покрытосеменных сыграла их выносливость в различных климатических и почвенных условиях. Развитие листьев, стеблей, характер ветвления обеспечили наилучшее поглощение и использование солнечного света.

Рис. 31.



1 — диплодок — скелет;
2 — ихтиозавр — скелет самки со скелетом детеныша внутри.

Пышное развитие покрытосеменных было связано с одновременным развитием высших форм насекомых-опылителей: бабочек, шмелей, пчел, мух и др.

Хвойные и споровые растения не исчезли с распространением покрытосеменных, а продолжали дивергентно развиваться, образуя новые виды. Среди хвойных было много сосен, тиса, секвой; появилась ель; из споровых — мелкие хвощи, плауны, папоротники.

Гигантские пресмыкающиеся. Самая характерная черта развития животного мира в мезозойскую эру — поразительный расцвет и последующее очень быстрое вымирание гигантских пресмыкающихся.

В *юрском* периоде пресмыкающиеся достигли большого видового разнообразия без повышения уровня организации (идиоадаптация).

Из наземных пресмыкающихся мезозойской эры наиболее замечательны гигантские ящеры динозавры с массой тела 17—20 *т*, плотоядные и растительноядные. На рисунке 31, *1* изображен скелет одного из них — диплодока.

В мезозойских морях жили в большом количестве хищные рыбоящеры — живородящие ихтиозавры (рис. 31, *2*) и крокодилы. В воздухе парили летающие ящеры, одни величиной с воробья, другие с размахом крыльев — видоизмененных передних конечностей — 7—8 *м*.

Предполагают, что гигантские травоядные пресмыкающиеся питались преимущественно голосеменными растениями. Гигантские пресмыкающиеся быстро вымерли во второй половине мезозойской эры.

В числе причин их внезапного исчезновения главной была невозможность удовлетворить жажду и голод из-за уменьшения количества голосеменных и малой обводненности суши. С эволюционной точки зрения, гигантские пресмыкающиеся представляли собой слепые ветви, не оставившие потомства.

Первые млекопитающие. Среди древних пресмыкающихся триасового периода встречались мелкие формы, у которых возникли и развились в процессе естественного отбора особенности строения, исключительно важные для дальнейшего прогресса. Такими особенностями оказались живорождение, кормление детенышей молоком, постоянная температура тела, дифференциация зубов. Все эти приспособительные изменения имели значение ароморфозов в происхождении класса млекопитающих.

Первые млекопитающие, мелкие, примитивные, напоминали современных сумчатых крыс, землероек и ежей. Их предками были зверозубые ящеры (стр. 76).

Млекопитающие имели четырехкамерное сердце и постоянную температуру тела, тогда как у других животных она была переменной. Эти особенности способствовали усилению обмена веществ и превращению энергии, которой они обладали. Млекопитающие получили возможность вести деятельную жизнь в то время, когда пресмыкающиеся погружались в спячку. Зародыши у млекопитающих развивались внутри тела матери, после рождения вскармливались ее молоком и по сравнению с потомством других животных истреблялись в меньшей степени. Вместе с постоянной температурой тела защитой от холода им служил волосяной покров. У современных яйцекладущих — утконоса и ехидны — сохранились некоторые черты, приближающие их к пресмыкающимся.

Первые птицы. В юрском периоде мезозойской эры возникли зубастые птицы. Их предком была вымершая группа ящеров конца палеозойской и начала мезозойской эры, передвигавшаяся на задних конечностях и покрытая чешуей. Предполагают, что эта группа ящеров дала начало лазающим ящерам, у которых чешуя видоизменилась в перья. Развитие перьевого покрова и приспособлений к полету вместе с повышением организации нервной и кровеносной систем было тем крупным ароморфозным изменением, которое привело к возникновению птиц.

В конце мезозойской эры появились первые настоящие птицы. Они вытеснили летающих ящеров, обладая важными преимуществами, выработанными естественным отбором на основе наследственных изменений. Крылья приводились в движение сильными мышцами; постоянная температура тела, четырехкамерное сердце обеспечивали усиленное развитие обмена веществ и превращение их энергии; забота о потомстве облегчала выживание. Уменьшилась зависимость птиц, как и млекопитающих, от температуры окружающей среды по сравнению с другими животными.

Кормовая база для животных, в особенности птиц и млекопитающих, уже создалась благодаря покрытосеменным.

Жизнь в морях. В морях водились различные виды моллюсков, иглокожих, хотя многие из них вымерли к концу мезозойской эры. Поразительного развития достигли корненожки, известковые раковины которых образовали громадные залежи мела. Древние хрящевые рыбы были вытеснены возникшими еще

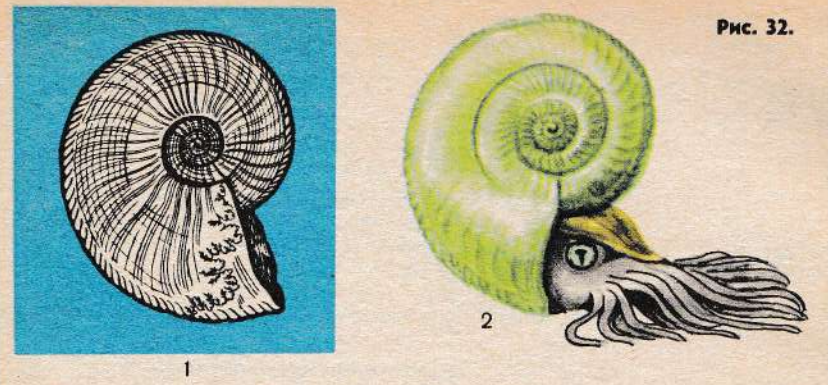


Рис. 32.

1 — аммонит; *2* — реконструкция.

в триасе настоящими костистыми рыбами, которые быстрее плавали и активнее захватывали добычу при помощи хорошо развитых челюстей.

В результате дивергенции непрестанно возрастало видовое разнообразие в пределах каждой крупной систематической группы. Например, число родов головоногих моллюсков — аммонитов (рис. 32) — к концу мезозойской эры достигло более 900, тогда как к началу ее их было около 400.

Некоторые виды вымирали, сменяясь новыми. И всегда менее специализированные группы в силу большей пластичности своей организации оказывались способными к дальнейшим ароморфозам.

1. Почему способ оплодотворения голосеменных можно считать ароморфозом? 2. Какие ароморфозы обусловили возникновение покрытосеменных? 3. Какие идиоадаптации следует отметить в процессе возникновения различных видов покрытосеменных? 4. Как возникли первые млекопитающие? Птицы? Кто были предками млекопитающих? Птиц? 5. По геохронологической таблице проследите изменения в органическом мире по периодам мезозойской эры.

24. РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В КАЙНОЗОЙСКУЮ ЭРУ

Господство покрытосеменных. Кайнозойская эра длится примерно 60—70 млн. лет. Первый период ее — *палеоген*, второй — *неоген* и третий — *антропоген*, который длится по настоящее время.

В течение этой эры сформировались континенты и глубокие моря в их современном виде.

В палеогене покрытосеменные заселили материки, горы, пустыни и пресноводные водоемы. Теплый климат благоприятствовал пышному развитию тропической растительности. Далеко на севере произрастали вечнозеленые леса. На островах Шпицбер-

Геохронологическая таблица [1]

Эры		Периоды и их длительность (в млн. лет)	Животный и растительный мир
Название и длительность (в млн. лет)	Возраст (в млн. лет)		
Кайнозойская (новой жизни), 60—70	60—70	Антропоген, 1,5—2	Появление и развитие человека. Животный и растительный мир принял современный облик
		Неоген, 24—24,5 / Палеоген, 41	Господство млекопитающих, птиц. Появление хвостатых лемуров, долгопятов, позднее — парапитеков, дриопитеков. Бурный расцвет насекомых. Продолжается вымирание крупных пресмыкающихся. Исчезают многие группы головоногих моллюсков. Господство покрытосеменных растений
Мезозойская (средней жизни), 173	240±10	Меловой, 70	Появление высших млекопитающих и настоящих птиц, хотя и зубастые птицы еще распространены. Преобладают костистые рыбы. Резкое сокращение папоротников и голосеменных. Появление и распространение покрытосеменных
		Юрский, 58	Господство пресмыкающихся. Появление археоптерикса. Процветание головоногих моллюсков. Господство голосеменных
		Триасовый, 45	Начало расцвета пресмыкающихся. Появление первых млекопитающих, настоящих костистых рыб
Палеозойская (древней жизни), 330	Возможно равен 570	Пермский, 45	Быстрое развитие пресмыкающихся. Возникновение зверозубых пресмыкающихся. Вымирание трилобитов. Исчезновение каменноугольных лесов. Богатая флора голосеменных.

[1] Длительность и возраст эр и периодов указаны согласно геохронологической шкале, принятой Международным геологическим конгрессом в 1964 г. Геологические эры и периоды указаны в таблице соответственно расположению земных пластов: позднейшие — наверху и древнейшие — внизу. Поэтому чтение таблицы начинайте снизу — с архейской эры и последовательно переходите к более поздним эрам и периодам. Современные радиоактивные методы позволяют определить возраст архейской и протерозойской эр в пределах точности ±50—100 млн. лет.

Продолжение

Эры		Периоды и их длительность (в млн. лет)	Животный и растительный мир
Название и длительность (в млн. лет)	Возраст (в млн. лет)		
		Каменноугольный, 55—75	Расцвет земноводных. Возникновение первых пресмыкающихся. Появление летающих форм насекомых, пауков, скорпионов. Заметное уменьшение трилобитов. Расцвет папоротникообразных. Появление семенных папоротников
		Девонский, 50—70	Расцвет щитковых. Появление кистеперых рыб. Появление стегоцефалов. Распространение на суше высших споровых
		Силурийский, 30	Пышное развитие кораллов, плеченогих, трилобитов. Появление бесчелюстных позвоночных — щитковых. Выход растений на сушу — псилофиты. Широкое распространение водорослей
		Ордовикский, 60 / Кембрийский, возможно, равен 70	Процветают морские беспозвоночные. Широкое распространение трилобитов, водорослей
Протерозойская (ранней жизни), 2000	2600±100		Органические остатки редки и малочисленны, но относятся ко всем типам беспозвоночных. Появление первичных хордовых — подтипа бесчерепных
Архейская (самая древняя в истории земной коры), 900	Возможно, равен 3500		Следы жизни незначительны. Породы органического происхождения указывают на существование бактерий и водорослей

ген нашли остатки бука, липы и болотного кипариса, в Гренландии — остатки секвой. Широко была распространена субтропическая флора.

Во второй половине палеогена начались бурные горообразовательные процессы. На месте теплых морей поднялись горные хребты Кавказа, Крыма, Альп, Карпат, Пиренеев, Апеннин и Гималаев. Высокие горные цепи отгородили нашу страну от тропиков и субтропиков. С наступившим похолоданием, когда зимой стали замерзать реки, в преимущественном положении оказались растения с опадающими листьями: клен, липа, ольха, тополь, дуб и т. д. Вечнозеленые леса в значительной мере сменились листопадными. На огромных пространствах современной Сибири, Монголии и Северной Америки раскинулись травянистые степи, сменившие леса.

Происходила быстрая идиоадаптация форм в различных местных условиях.

В конце неогена — начале антропогена ледники, сползавшие со Скандинавских гор, уничтожали на своем пути все живое. У подножия ледников могли выжить лишь карликовые растения, давшие начало арктической флоре.

Только в укромных уголках горных массивов СССР — на Черноморском побережье Кавказа, на Южном берегу Крыма, в Талыше, на берегах Каспийского моря и в Уссурийском крае— сохранились как бы заповедники тропической и субтропической растительности. У подножия гор, куда не добрался ледник, выжили наиболее выносливые к холоду хвойные и листопадные породы. Они и составили в основном флору нашей страны.

В антропогене происходит окончательное формирование современного растительного мира.

Развитие беспозвоночных. Широко распространились брюхоногие и двустворчатые моллюски, они процветают и в настоящее время. Раковина у них оказалась защитой против высших организмов. Большего развития достигли членистоногие животные, особенно насекомые. Многообразие их видов (от 800 тыс. до 1 млн.) свидетельствует о широком распространении на Земле в различных средах и преобладании их среди беспозвоночных.

В развитии класса насекомых происходил ряд крупных ароморфозов. Особенно важную роль сыграло развитие трахейной системы, а также ротового аппарата жующего типа. Трахейная система резко повысила активность окислительных процессов в теле насекомого и вместе с развитием крыльев обеспечила не только их выход на сушу (стр. 75), но и широкое распространение. Жующий аппарат, будучи приспособлением широкого значения, сделал возможным питание как мягкими, так и плотными растительными и животными тканями.

Из других ароморфозов можно назвать хорошо расчлененные конечности, твердый хитиновый покров и центральную нервную систему, развитие сложных безусловных рефлексов, обоняния и осязания, способности к образованию многочисленных условных рефлексов.

Проникая в различные среды, насекомые приобрели множество частных приспособленностей — идиоадаптаций — к обживанию конкретных местообитаний.

Господство птиц и млекопитающих. Птицы и млекопитающие заняли господствующее положение в животном мире. Постоянная температура тела позволила им выжить в условиях оледенения и проникнуть далеко в холодные страны. Успешному развитию обеих групп помогло и то, что они заняли каждая в основном особую среду: млекопитающие — наземную, а птицы — воздушную.

От рыб до птиц и млекопитающих происходило последовательное усложнение строения и повышение интенсивности функций центральной нервной системы, в особенности головного мозга. Усложнение строения мозга было неразрывно связано с развитием высшей нервной деятельности, системы условных рефлексов, со все большим усложнением поведения животных в процессе приспособления к определенным условиям (к жизни в лесу, в степи, в пустыне и т. п.). Оно давало преимущества в жизненном состязании в различных средах обитания.

Такой же характер носила эволюция кровеносной системы позвоночных — от рыб до млекопитающих. Усложнение строения сердца обеспечивало органы птиц и млекопитающих все большим количеством окисленной крови. Обмен веществ и превращение энергии у птиц и млекопитающих протекали более интенсивно по сравнению с другими классами позвоночных. Это способствовало установлению многообразных взаимоотношений со средой, развитию центральной нервной системы и органов чувств.

Вершиной развития позвоночных оказались млекопитающие. С поразительной быстротой происходила идиоадаптация их к различным условиям самых разнообразных сред обитания. Быстрота развития млекопитающих объясняется не только тем, что предки их не были узкоспециализированными и отличались большой пластичностью, но и огромным разнообразием природных условий кайнозойской эры.

С пышным развитием цветковых растений млекопитающие получили новую и очень разнообразную по своему составу кормовую базу. Цветковые растения сыграли большую роль в развитии птиц и насекомых. В свою очередь, животные имели чрезвычайно важное значение в развитии цветковых растений. Достаточно вспомнить многообразные приспособленности растений к перекрестному опылению с помощью насекомых и к распространению плодов и семян с помощью птиц и млекопитающих.

Среди млекопитающих выделились группы, которые положили начало современным грызунам, насекомоядным, рукокрылым, китообразным, копытным, хищным, обезьянам и др. Наиболее крупные млекопитающие — саблезубый тигр, безрогий носорог высотой 5 *м*, а также мастодонт и динотерий, родственные современным слонам. Во время оледенения на Земле жили мамонты, пещерные медведи, пещерные львы, покрытые густой длинной шерстью.

Появление приматов и человека. В лесах палеогена и неогена обитали небольшие хвостатые лемуры и долгопяты. Около 30 млн. лет назад в лесах появились парапитеки (греч. «пара» — возле, «питекос» — обезьяна) — животные величиной с кошку, которые жили на деревьях и питались растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у человекообразных обезьян.

От парапитека произошли современные гиббоны и орангутаны и еще одна ветвь — вымершие древние обезьяны дриопитеки (древесные обезьяны). Дриопитеки дали три ветви, которые повели к шимпанзе, горилле и человеку.

В антропогене животный мир принимает современный облик. Появляется человек и занимает господствующее место в природе.

? **1. Чем объяснить господствующее положение покрытосеменных среди растений в кайнозойскую эру? 2. Чем объяснить господствующее положение млекопитающих среди животных в кайнозойскую эру? 3. Какие ароморфозы следует отметить в развитии класса насекомых? 4. По геохронологической таблице проследите развитие органического мира начиная с ранних этапов жизни до антропогена. 5. Приведите примеры идиоадаптации в растительном и животном мире.**

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

На разных ступенях культуры и общественного развития человечество давало различные ответы на вопрос о происхождении человека. В древних легендах о возникновении первых людей отражались природные и социально-экономические условия того времени.

С появлением и распространением религии возникло учение о сотворении человека богом и о том, что человек состоит из двух начал — тела и души.

В начале XVII в. появилось первое сообщение путешественников о человекообразных обезьянах и о сходстве их с человеком. В своей системе животного мира К. Линней поместил человека в группу приматов, вместе с полуобезьянами и обезьянами. Сходство между человеком и животными, близость их в зоологической системе уже наводили на мысль: нет ли у них и общего происхождения? Ж.-Б. Ламарк первым писал, что человек произошел от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле. Новый способ передвижения привел к выпрямлению тела, освобождению рук и изменению стопы. Стадный образ жизни способствовал развитию речи.

После выхода в свет труда Дарвина «Происхождение видов» ученые-эволюционисты на Западе и в России распространили учение об эволюции органического мира и на человека. Это вызвало яростные нападки со стороны противников эволюции и религиозно настроенных людей. В книге «Происхождение человека» (1871) Дарвин убедительно доказал, что человек представляет последнее, высокоорганизованное звено в цепи развития живых существ и имеет общих далеких предков с человекообразными обезьянами. Он отметил и значение социальных факторов в эволюции человека. Но раскрыта эта проблема была Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1896). В то время наука располагала относительно скудными данными об ископаемых предках человека. Позднее многочисленные находки остатков их костей и орудий труда блестяще подтвердили справедливость теории Энгельса.

25. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА ОТ ЖИВОТНЫХ

Общие черты строения человека и животных. Сравнение скелетов человека и других позвоночных, особенно млекопитающих, убедительно показывает общий план строения скелетов головы, туловища, конечностей. Человек относится к млекопитающим, так как имеет все признаки этого класса: внутриутробное развитие, диафрагму, млечные железы, зубы трех родов (коренные, клыки, резцы), три слуховые косточки в среднем ухе и ушные раковины, сходны все системы органов.

Рис. 33.

Рудименты у человека.

I — третье веко: *1* — человека; *2* — птицы; *II* — ушная раковина: *1* — шестимесячного зародыша; *2* — взрослого человека; *3* — обезьяны; *III* — слепая кишка с червеобразным отростком: *1* — человека; *2* — копытного.

Рудименты и атавизмы у человека. Для доказательства животного происхождения человека, как и для доказательства исторического развития животных, особенно важны рудименты (стр. 55). Рассмотрим некоторые из них (рис. 33). Млекопитающие имеют хорошо развитые подкожные мышцы. У человека заметно выражена только лицевая подкожная мускулатура, но на шее у него сохранилась подкожная мышца в виде рудимента. Среди мышц уха человека есть ненужные для него, но такие мышцы играют заметную роль у животных, когда они прислушиваются к звукам. Кожа человека покрыта незначительным количеством коротких мягких волосков — остатков сплошного волосяного покрова наших обезьяноподобных предков. Копчик в скелете человека также рудиментарен: он состоит из четырех (реже пяти) недоразвитых, сросшихся между собой позвонков. Потерял свое первоначальное значение червеобразный отросток слепой кишки человека — аппендикс, который принимает участие в переваривании пищи у многих млекопитающих. Не нужен третий коренной зуб, часто недоразвитый или даже отсутствующий. Во внутреннем углу глаза сохранился рудимент третьего века, хорошо развитого у птиц, пресмыкающихся. Всего у человека насчитывают свыше 90 рудиментов.

Бывают случаи рождения людей с атавизмами: с хвостом, густым волосяным покровом тела, дополнительными сосками (рис. 34). Все эти факты можно объяснить только животным происхождением человека.

Сходство в развитии зародышей человека и животных. Человек, как и животные, начинает свое развитие с оплодотворенного яйца. Оно дробится, образуются ткани и дают начало органам. По многим признакам человеческий зародыш похож в дальнейшем на зародыши других позвоночных. У него закладываются жаберные щели, как у зародыша рыб (рис. 35); сердце представляет собой трубку с пульсирующими стенками, есть клоака, как у яйцекладущих.

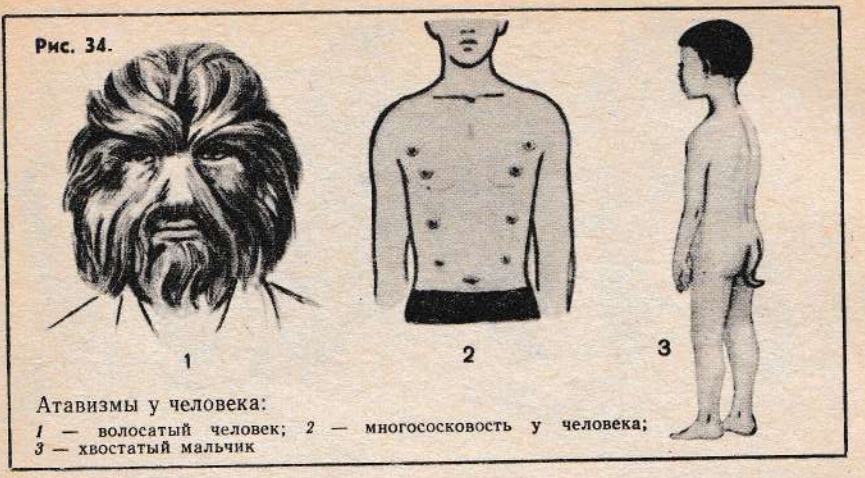


Рис. 34.

Атавизмы у человека:

1 — волосатый человек; *2* — многососковость у человека; *3* — хвостатый мальчик

В возрасте 1,5—3 месяцев у человеческого зародыша заметно развит хвостовой отдел. Большой палец ноги короче других и расположен под углом к ним, как у обезьяны; у взрослого человека он длиннее остальных, параллелен им и служит точкой опоры при ходьбе.

Мозг месячного человеческого зародыша состоит из пяти отдельных частей — мозговых пузырей, напоминая мозг рыбы. Постепенно большие полушария надвигаются на другие отделы. На коре больших полушарий появляются борозды и извилины (рис. 36), увеличивающие поверхность мозга. Особенное сходство обнаруживается между зародышами обезьяны и человека. На ранних стадиях развития их почти невозможно различить.

Сходство человека и человекообразных обезьян. По строению и физиологическим особенностям к человеку ближе других животных стоят человекообразные обезьяны: шимпанзе, гориллы,

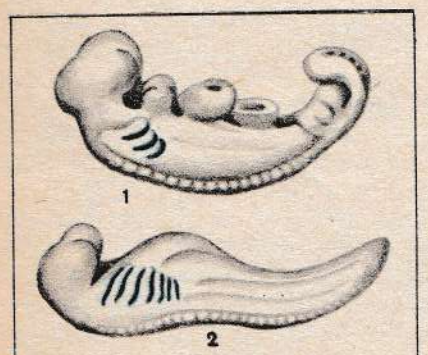


Рис. 35.
Трехнедельный зародыш:

1 — человека; *2* — ската. Видны жаберные щели.

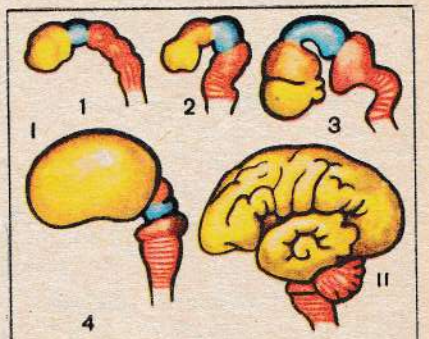


Рис. 36. Головной мозг человека.

I — зародыша: *1* — трехнедельного; *2* — четырехнедельного; *3* — пятинедельного; *4* — трехмесячного; *II* — новорожденного.

Рис. 37.

Человекообразные обезьяны:
1 — горилла; *2* — шимпанзе; *3* — орангутан; *4* — гиббон.

орангутаны и близкие к ним гиббоны (рис. 37). Орангутаны и гиббоны обитают в Юго-Восточной Азии, гориллы и шимпанзе — в тропических районах Западной Африки.

Человекообразные обезьяны во многом напоминают человека: они выражают чувства радости, гнева, печали, нежно ласкают детенышей, заботятся о них, наказывают за непослушание. У них хорошая память, высокоразвитая высшая нервная деятельность.

Изучение высшей нервной деятельности человекообразных обезьян показало, что они способны использовать находящиеся под рукой предметы как простейшие орудия. Обезьяны палкой сбивают высоко подвешенные фрукты или добираются до них, поставив друг на друга ящики, применяют палки как рычаги для поднятия тяжести. У обезьян высоко развиты безусловные рефлексы и условнорефлекторная деятельность, но они обладают только конкретным мышлением: воспринимают внешний мир через раздражения, действующие лишь непосредственно на органы чувств. Обобщать, мыслить отвлеченно от самих предметов, т. е. понятиями о них, обезьяны не в состоянии.

Человекообразные обезьяны не имеют хвоста. Они могут ходить на задних конечностях, но опираются при этом на руки. У них на пальцах ногти, а не когти, имеется 12—13 пар ребер, 5—6 крестцовых позвонков, число резцов, клыков и коренных зубов, как у человека.

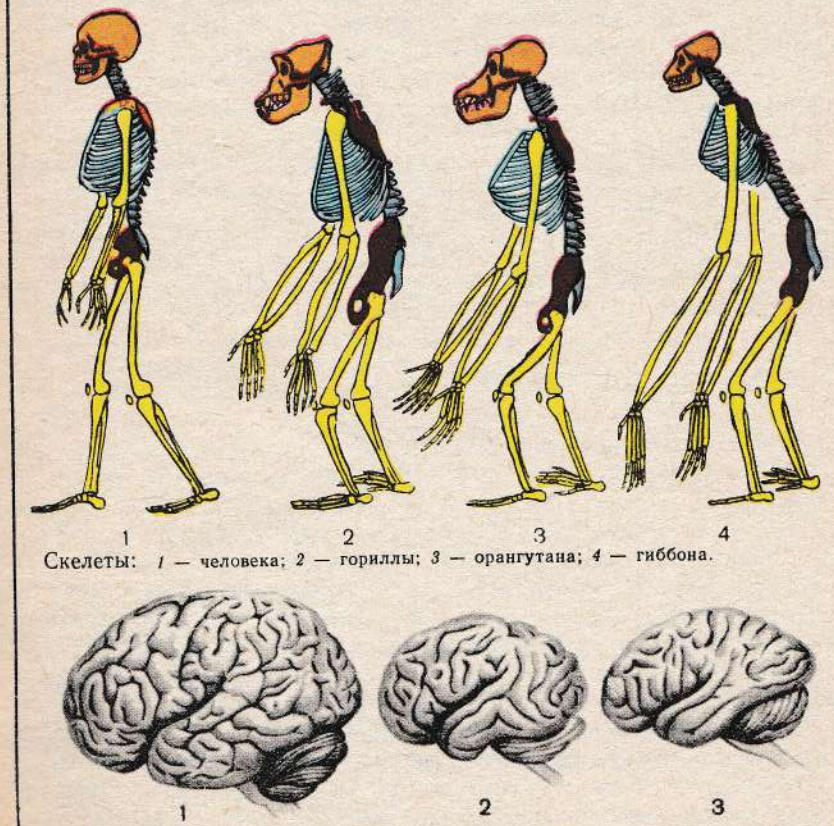
В скелете и внутренних органах человекообразных обезьян и человека наблюдается поразительное сходство. Строение уха, глаз, кожи человека очень сходно со строением этих органов у человекообразных обезьян. Красные кровяные клетки этих обезьян не разрушаются в человеческой крови, как это происходит с кровью низших обезьян; 4 группы крови, характерные для человека, найдены и у шимпанзе, гориллы и орангутана; есть общие паразиты, например головная вошь, общие болезни (грипп, оспа, холера, брюшной тиф и др.); обнаружено по-

разительное сходство хромосомного аппарата. Все это доказывает несомненное родство человека и человекообразных обезьян.

Отличие человека от человекообразных обезьян. Человек ходит на двух ногах, его тело приспособлено к прямохождению. Отметьте сходство и отличие в скелете обезьяны и человека (рис. 38), сравнив мозговую и лицевую части черепа, позвоночник и его изгиб, грудную клетку, таз, руки, ноги, стопу.

Объем человеческого мозга около 1400—1600 *см*^{3}, а человекообразной обезьяны — 600 *см*^{3}. Поверхность коры полушарий головного мозга у человека в среднем равна 1250 *см*^{3}, у человекообразной обезьяны она меньше примерно в 3,5 раза. У человека сильно развиты мозговые борозды и извилины, большое развитие получили теменные, лобные и височные доли (рис. 38), с которыми связаны главнейшие центры высшей нервной деятельности. Морфологические различия человека от человекооб-

Рис. 38. Человек и человекообразные обезьяны.



Скелеты: *1* — человека; *2* — гориллы; *3* — орангутана; *4* — гиббона.

Мозг: *1* — человека; *2* — шимпанзе; *3* — орангутана.

разных обезьян выражены у их зародышей и в раннем детском возрасте не так резко, как во взрослом.

Каждый из видов человекообразных обезьян ближе к человеку по одним определенным признакам и дальше от него по другим. Горилла ближе к человеку по общим пропорциям тела, строению кисти, стопы, таза и некоторым другим особенностям. Шимпанзе больше, чем горилла, подходит к человеку по строению черепа, размерам конечностей. У орангутана 12 пар ребер, как и у человека. Гиббон напоминает человека строением черепа (сглаженной формой), плоской грудной клеткой и некоторыми другими признаками. Трудно сказать, какая обезьяна стоит к человеку ближе других; многие ученые полагают, что шимпанзе. Ни одна из обезьян не является прямым предком человека.

Между человеком и человекообразными обезьянами есть наиболее существенные качественные различия. Основу жизни человека составляет трудовая деятельность в коллективе, создание и применение орудий. Человек живет в обществе и подчиняется общественным — социальным законам. Он обладает сознанием и членораздельной речью, благодаря которой общается с людьми, передает и накапливает трудовой опыт. Человек способен мыслить отвлеченно, развивать науки и искусства. Развитие всех этих специфических человеческих качеств неразрывно связано с развитием человеческого общества.

? 1. Какие научные данные доказывают происхождение человека от животных? 2. Какие доказательства происхождения человека от животных Дарвин считал наиболее важными? Почему? 3. Укажите сходство человека и человекообразных обезьян. 4. Укажите различия в строении человека и человекообразных обезьян. 5. В чем состоит различие высшей нервной деятельности человека и человекообразной обезьяны? Как объяснить это различие?

26. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ АНТРОПОГЕНЕЗА

Недостаточность одних биологических факторов. Каковы же движущие силы процесса происхождения человека — антропогенеза?

Дарвин показал, что основные факторы эволюции органического мира, т. е. наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор, приложимы и к эволюции человека. Благодаря им организм древней человекообразной обезьяны претерпел ряд морфофизиологических изменений, в результате которых выработалась вертикальная походка, разделились функции рук и ног, возникло и развилось сознание.

Для объяснения антропогенеза недостаточно одних биологических закономерностей. Качественное своеобразие его вскрыл Ф. Энгельс, указав на социальные факторы: труд, общественный характер труда, сознание и речь.

Труд создал человека. Труд начинается с изготовления орудий труда. Это, по словам Энгельса, «первое основное условие

всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека». Основной движущей силой антропогенеза явился труд, в процессе которого человек сам создает орудия труда. Наиболее высокоорганизованные животные могут употреблять предметы в качестве готовых орудий, но не способны создать их.

Животные только пользуются дарами природы, человек же изменяет ее в процессе труда. Животные также изменяют природу, но не преднамеренно, а лишь потому, что находятся и живут в природе. Их воздействие на природу сравнительно с воздействием на нее человека ничтожно. «Лишь человеку удалось наложить свою печать на природу: он не только переместил различные виды растений и животных, но изменил также внешний вид и климат своего местожительства, изменил даже самые растения и животных до такой степени, что результаты его деятельности могут исчезнуть лишь вместе с общим омертвением земного шара».

Морфофизиологические преобразования наших обезьяноподобных предков правильнее будет называть *антропоморфозами,* так как вызвавший их основной фактор — труд — был специфичен только для эволюции человека. Особенно важным было возникновение прямой походки. Размеры и масса тела обезьян увеличились; возник S-образный изгиб позвоночного столба, придавший ему гибкость; образовалась сводчатая пружинящая стопа; расширился таз, упрочился крестец; челюстной аппарат стал более легким и т. д. Прямохождение установилось не сразу. Это был весьма длительный процесс отбора наследственных изменений, полезных в трудовой деятельности. Предположительно он длился миллионы лет. Биологически прямохождение принесло человеку немало осложнений. Оно ограничило быстроту его передвижения, лишило подвижности крестец, что затруднило роды, длительное стояние и ношение тяжестей иногда приводит к плоскостопию и расширению вен на ногах. Но зато благодаря прямохождению освободились руки для орудий.

Решающий шаг от обезьяны к человеку, по мнению Ф. Энгельса и ранее Ч. Дарвина, заключался в прямохождении.

Рука — орган и продукт труда. Благодаря прямохождению у обезьяноподобных предков человека руки освободились от необходимости поддерживать тело при передвижении по земле и приобрели способность к разнообразным движениям.

В начале процесса формирования человека рука у него была слаборазвитой и могла производить лишь самые простые действия. Особи с изменениями верхних конечностей, полезными для трудовых операций, преимущественно сохранялись благодаря естественному отбору. Ф. Энгельс писал, что рука не только орган труда, но и продукт труда.

Различие между рукой человека и рукой человекообразных обезьян огромно: ни одна обезьяна не может изготовить своей рукой даже самый простой каменный нож. Понадобилось весьма длительное время, для того чтобы наши обезьяноподобные пред-

ки перешли от использования предметов окружающей природной среды в качестве орудий к их изготовлению.

Самые примитивные орудия труда облегчают зависимость человека от окружающей природы, расширяют его кругозор открытием в предметах природы новых неизвестных свойств. Все это приводит к ослаблению биологических закономерностей и замене их новыми, социальными.

Развитие общественности у обезьяноподобных предков. С самого начала труд был общественный, так как обезьяны жили стадами. Ф. Энгельс указывал, что неправильно было бы искать предков человека, самого общественного существа в природе, среди необщественных животных.

Стадность обезьяньих предков человека развилась в общественность под действием особого фактора. Таким фактором был труд, тесно связанный с преобразованием руки в орган труда.

Труд способствовал сплочению членов общества; они коллективно защищались от зверей, охотились и воспитывали детей.

Старшие члены общества обучали младших отыскивать природные материалы и изготовлять орудия, учили приемам охоты и сохранения огня. С развитием трудового процесса все яснее становилась полезность взаимной поддержки и взаимопомощи.

Накапливаемый жизненный опыт в познании природы совершенствовался от поколения к поколению. При жизни обществом имелись бóльшие возможности к общению друг с другом с помощью звуков, жестов, мимики.

Возникновение членораздельной речи. Совместная деятельность членов общества вызвала необходимость сигнализации жестами, звуками. Первые слова были связаны с трудовыми операциями и обозначали действие, работу, а названия предметов появились позднее. Неразвитая гортань и ротовой аппарат обезьян в результате наследственной изменчивости и естественного отбора превратились в органы членораздельной речи человека. Человек, как и животные, воспринимает сигналы из окружающего мира через непосредственное раздражение органов чувств — это первая сигнальная система. Но человек способен воспринимать сигналы словом — он обладает *второй сигнальной системой*. Она составляет качественное отличие высшей нервной деятельности человека от животных.

Речь возникла на определенной ступени умственного развития наших предков и повлияла на дальнейшее развитие мозга, на процесс мышления.

Благодаря слову возможно отвлечение от реально существующих предметов и обобщение, т. е. человеческое высшее мышление. Слово — важнейшее средство общения между людьми, передачи опыта старших поколений последующим и воспитания человека.

Возникновение речи усилило общение наших предков на почве совместного трудового процесса и, в свою очередь, способствовало развитию общественных отношений. Эволюция наших предков происходила под совместным действием социальных и

биологических факторов. Но естественный отбор постепенно утрачивал в эволюции человека роль ведущего фактора.

Значение разнообразной пищи и огня. На земле наши предки нашли более разнообразную растительную пищу по сравнению с той, которой они питались при жизни на деревьях. Древнейшие орудия охоты и рыбной ловли свидетельствуют о том, что наши предки уже на ранних стадиях употребляли мясную пищу. Неудачи в охоте привели к возникновению людоедства — каннибализма. Последующее приручение животных, способствовавшее возникновению скотоводства, облегчило проблему питания.

Обработанная и приготовленная на огне пища уменьшала нагрузку на жевательный аппарат. Теменной гребень, к которому у обезьян прикрепляются мощные жевательные мышцы, потерял свое биологическое значение, сделался бесполезным и постепенно исчез в процессе естественного отбора; по этой же причине переход от растительной пищи к смешанной привел к укорочению кишечника.

Применение огня помогло нашим предкам защищаться от холода и зверей, расселяться по земному шару — все это обеспечило им преимущественное положение в природе.

Возникновение социальных закономерностей. Археологические раскопки показывают, что формирующиеся люди вели общественный образ жизни. Коллективная охота и защита от зверей и особенно совместно производимые трудовые операции сближали людей. Все усложнявшиеся трудовые процессы изготовления орудий труда и предметов быта, членораздельная речь и жесты, мимика содействовали развитию головного мозга и органов чувств.

Развитие головного мозга, мышления, сознания стимулировало в то же время совершенствование труда и речи. Все полнее и лучше осуществлялась преемственность трудового опыта в поколениях. Только в обществе мышление человека могло достигнуть столь высокого развития.

Если морфофизиологические особенности человека передаются по наследству, то способности к коллективной трудовой деятельности, мышлению и речи никогда не передавались по наследству и не передаются теперь. Эти качества человека исторически возникли и совершенствовались под действием социальных факторов и развиваются у каждого человека в процессе его индивидуального развития только в обществе благодаря воспитанию и образованию. Известные случаи изоляции ребенка от человеческого общества свидетельствуют о том, что и при переходе в нормальные условия специфические качества развиваются у него очень плохо или совсем не развиваются. Это подтверждает то, что эти качества не наследуются. Каждое старшее взрослое поколение передает последующим опыт, знания, духовные ценности в процессе воспитания и образования, т. е. путем небиологической «сигнальной наследственности».

Так, обезьяноподобные предки человека благодаря труду вступили на особый путь развития — человеческий — на основе

новых законов, законов человеческого общества, раскрытых К. Марксом и Ф. Энгельсом. Люди вступали в новые социальные отношения между собой, труд их становился более многообразным. Они уже занимались не только сбором растений, охотой, рыбной ловлей, но и земледелием, разведением животных. Появились отрасли труда, связанные с изготовлением предметов быта: прядение, ткачество, гончарное дело, обработка металлов и т. п. Возникли торговля, искусство, религия, наука. Племена образовали нации и государства.

? **1. Каковы биологические движущие силы эволюции человека и их роль на разных этапах ее? 2. Каковы социальные движущие силы эволюции человека и их роль на различных этапах ее? 3. Может ли превратиться в человека современная человекообразная обезьяна? Почему? 4. Как вы понимаете слова Ф. Энгельса: «Рука, таким образом, является не только орудием труда, она также и продукт его»?**

27. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Общие предки человека и человекообразных обезьян. Среди первых мелких млекопитающих — насекомоядных (стр. 84) — в мезозойскую эру обособилась группа животных, которые не обладали ни острыми зубами и когтями, ни крыльями, ни копытами. Они жили и на земле, и на деревьях, питались плодами и насекомыми. От этой группы и взяли начало ветви, которые повели к полуобезьянам, обезьянам и человеку.

Древнейшими высшими обезьянами, от которых ведут начало предки человека, считают парапитеков (стр. 90). Эти древние узконосые человекообразные обезьяны были небольших размеров. Ученые полагают, что они не только лазали по деревьям, но и могли ходить по земле в полувыпрямленном положении. Они не были узкоспециализированными, как современные человекообразные обезьяны, приспособленные только к жизни в лесу. Это были высокоорганизованные животные, которые могли явиться исходным звеном дальнейшей эволюции. Произошла дивергенция их на две ветви: одна привела к современным орангутанам и гиббонам, другая — к дриопитекам — вымершим древесным человекообразным обезьянам. Одна ветвь дриопитеков повела к современным шимпанзе и горилле, а другая — к человеку.

Человек и человекообразные обезьяны состоят между собой в близком родстве. Но это разные ветви общего родословного ствола.

В связи с похолоданием климата в северных и южных широтах земного шара леса вытеснялись степями. В экваториальной зоне, наоборот, увеличилось количество атмосферных осадков и процветала лесная растительность. Здесь сохранились человекообразные обезьяны и до нашего времени, причем их приспособленность к жизни на деревьях в процессе естественного отбора совершенствовалась.

Эволюция дриопитеков в направлении к человеку пошла по пути создания орудий труда, развития руки как органа труда, хождения на двух ногах, приспособления к наземному образу жизни. На земле в освоении новой среды им пришлось вести жестокую борьбу за существование с другими животными, ранее заселившими эти пространства: у одних были мощные клыки и острые когти, другие быстро бегали, третьи отличались большой мышечной силой. Обезьяны не обладали этими качествами, но у них был значительно увеличен объем головного мозга по отношению к общим размерам тела. Еще в период жизни на деревьях обезьяны отличались развитой способностью к ориентировке в окружающих условиях, так как обладали отличным слухом и объемным зрением благодаря выдвинутым вперед и сближенным глазам. Руки были способны к выполнению многих функций: хватания, удерживания, бросания предметов; руками они цеплялись и придерживались за ветви, строили гнезда.

Различные формы наследственной изменчивости (стр. 24) и на основе их естественный отбор на этом этапе играли ведущую роль. Стадный образ жизни помогал в борьбе с сильными хищниками, в заботе о потомстве, в передаче опыта.

Пройдя древесную стадию развития, наши отдаленные предки в течение огромного периода времени совершенствовались как наземные двуногие существа. Многие обезьяны погибали в борьбе за существование. В процессе естественного отбора из поколения в поколение отбирались и сохранялись полезные наследственные изменения.

Ученые предполагают, что прародина человечества была где-то на территории, включающей северо-восточную часть Африки, Южную и центральную Азию, юго-восток Европы, откуда люди расселились по всей Земле. Вопрос этот еще не нашел окончательного решения.

Каковы же были исходные формы, от которых взяли начало древнейшие люди? Представление о них дает группа южноафриканских человекообразных обезьян — австралопитеков. Они жили на равнинных безлесных пространствах, среди скал, употребляли мясную пищу, их рост достигал 120—140 *см*, масса тела — 20—40 *кг*, объем черепа — 500—600 *см*^{3}. Строение тазовых костей австралопитеков свидетельствует о способности передвигаться на двух ногах и довольно быстро бегать. Они пользовались палками, камнями, костями убитых животных для защиты и нападения. Считают, что ранние австралопитеки существовали более 5 млн. лет назад. Они и родственные им обезьяны освоили разнообразные природные условия. Остатки их найдены в Южной и Восточной Африке и Южной Азии.

В начале 60-х годов нашего столетия семья английских ученых Лики обнаружила в Олдовайском ущелье на территории современной Танзании (Восточная Африка) остатки человекоподобных существ, похожих на крупных австралопитеков. Особенный интерес вызвали остатки человекообразных существ, объем черепа которых был 585 *см*^{3}, фаланги пальцев сплюснуты

подобно пальцам современного человека. Жили эти существа 2 млн. лет назад. Лики назвал их человек умелый. Видимо, они были еще бóльшими хищниками, чем ранние австралопитеки. Стоянки этих существ располагались между скал, игравших роль «ветроломных стен», за которыми укрывались от непогоды. Поблизости от костей найдены расколотые гальки заостренной формы — примитивные каменные орудия.

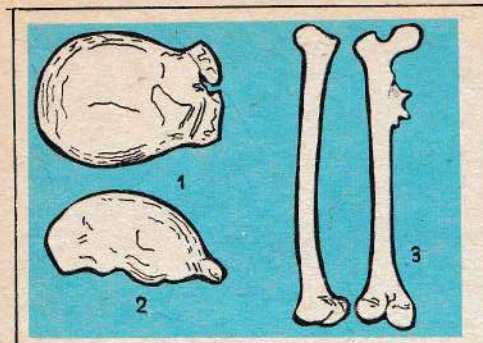
Экспедиция Р. Лики обнаружила в районе озера Рудольф остатки бедренных и берцовых костей и череп (его назвали № 1470) объемом 800 *см*³. Считают, что обладатель его жил свыше 3 млн. лет назад. Находки австралопитеков очень важны: они свидетельствуют о достаточности времени для эволюции путем отбора в популяциях наших далеких предков.

По мнению одних антропологов, эти существа следует считать все еще австралопитеками. Но многие ученые относят человека умелого к древнейшим людям. Морфологически он мало отличался от человекообразных обезьян. Отличие состояло в первых проблесках сознания, связанных не только с употреблением природных предметов в качестве орудий, но и с изготовлением их из гальки путем скола под острым углом — это были примитивные режущие и рубящие орудия.

В процессе становления человека для удобства изучения различают три стадии, или фазы: 1) древнейшие люди, 2) древние люди, 3) первые современные люди. Эти стадии не сменяли одна другую с полным исчезновением предыдущей, а сосуществовали, и далеко не в мирных отношениях. Популяции, принадлежавшие к видам более прогрессивным по материальной культуре, состоявшие по преимуществу из сильных и сообразительных особей, оттесняли другие популяции в худшие местообитания или уничтожали их физически. Разрыв между культурами разных популяций и видов рода людей, живших в одно и то же время, был огромным. Кроме линий, ведущих в конечном счете к человеку, были тупиковые боковые ответвления. Одновременно существовали и разные человекообразные обезьяны.

Древнейшие люди. Переход от ископаемых человекообразных обезьян к человеку совершился через ряд промежуточных существ, совмещавших черты обезьяны и человека, — обезьянолюдей. Считают, что они появились в начале антропогена, т. е. около миллиона лет назад. С отнесением человека умелого к древнейшим людям следует считать, что обезьянолюди появились несколько миллионов лет назад.

Питекантроп означает в переводе «обезьяночеловек» (рис. 39). Его остатки впервые были обнаружены голландским врачом Дюбуа в 1891 г. на острове Ява. Питекантроп ходил на двух ногах, слегка наклоняясь вперед и, возможно, опираясь на дубину; имел рост около 170 *см*. Черепная коробка была у него такой же длины и ширины, как у современного человека, но более низкая и состояла из толстых костей. Объем мозга достигал 900—1100 *см*³. Лоб очень покатый, над глазами костный сплошной валик. Лобные и височные доли, связанные с функци-



Черепная крышка. *1* — вид сверху; *2* — вид сбоку; *3* — бедренные кости;

Рис. 39. Питекантроп.

4 — реставрированный череп.

ей речи, развиты лучше, чем у обезьяны, а развитие височных долей указывает также на развитие слуха. Челюсти сильно выдавались вперед, подбородочного выступа не было.

Питекантропы создавали из камня первые орудия, которые были найдены в тех же слоях, что и кости. Это — примитивные скребки, сверла. Несомненно, питекантропы употребляли в качестве орудий палки, сучья. Они умели пользоваться огнем и жили первобытным стадом. Жилищ у них еще не было.

Возникновение труда оказалось могучим толчком к развитию мозга. Дарвин придавал исключительное значение высокому умственному развитию наших предков, даже наиболее древних. Развитие ума сделало большой шаг вперед с возникновением речи. По мнению Ф. Энгельса, зачатки речи возникли у древнейших людей в виде нечленораздельных звуков, имевших значение различных сигналов. Остатки питекантропа обнаружены в Африке, Азии и Европе — он широко распространился в Старом Свете, отсюда уже по всем материкам.

Интересны находки *синантропа* — «китайского человека», жившего несколько позднее питекантропа. Его остатки найдены в 1927—1937 гг. в пещере недалеко от Пекина.

Внешне синантроп во многом напоминал питекантропа: лоб низкий, с развитым надбровным валиком, массивная нижняя челюсть, зубы крупные, подбородочный выступ отсутствовал. Однако синантропы были более развитыми существами. Объем их мозга достигал 850—1220 *см*³; левая доля мозга, где расположены двигательные центры правой стороны тела, была несколько больше по сравнению с правой долей. Следовательно, правая рука у синантропа была более развита, чем левая. Синантропы, возможно, сами добывали и умели поддерживать огонь, одевались, видимо, в шкуры. В раскопках были обнаружены мощный, до 6—7 *м* слой золы, обуглившиеся сучья, трубчатые кости и черепа крупных животных, орудия из камней, костей, рогов.

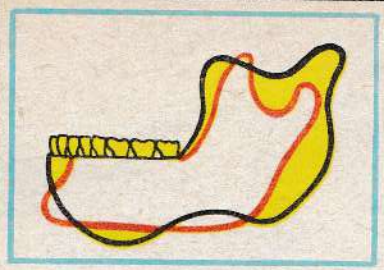


Рис. 40.
Нижняя челюсть гейдельбергского человека. Для сравнения красным цветом обозначена челюсть современного человека.

В 1907 г. близ города Гейдельберг (современная территория ФРГ) была найдена массивная нижняя челюсть, без подбородочного выступа. Но зубы ее подобны зубам современного человека (рис. 40). Вместе с тем челюсть *гейдельбергского* человека во многом сходна с челюстью неандертальцев, о которых вы узнаете дальше.

Питекантропа и синантропа считают двумя видами первого подрода — обезьянолюдей (род людей): питекантроп прямоходящий и пекинский синантроп. Некоторые ученые относят сюда же и человека умелого (стр. 102). Он является представителем первой, начальной стадии превращения обезьяны в человека. По выражению Ф. Энгельса, это «формировавшиеся» люди. Древнейшим людям был свойствен каннибализм.

На этой стадии развития человека многие особенности его физического склада, связанные с совершенствованием вертикальной походки, развитием мозга, находятся под контролем естественного отбора. Но роль его постепенно ослабевает, необходимость биологического приспособления к среде заменяется зачатками труда и сознанием. Они позволяют человеку встать на путь освобождения от полной зависимости от природы, в какой находятся животные.

Гейдельбергского человека одни исследователи относят к древнейшим людям, а другие — к древним.

Древние люди. В самых нижних слоях пещерных отложений Европы, Азии и Африки были обнаружены целые костяки взрослых и детей *неандертальцев* (названы по имени места находки в 1856 г. — долины реки Неандер на современной территории ФРГ). В СССР остатки неандертальцев обнаружены на юге Узбекистана и в Крыму. Они жили около 150 тыс. лет назад, в ледниковую эпоху.

Неандертальцы были ниже нас ростом, коренастые (мужчины в среднем 155—158 *см*), ходили несколько согнувшись. У них был еще низкий скошенный лоб, у основания его нависали сильно развитые надбровные дуги, нижняя челюсть без подбородочного выступа или со слабым развитием его. Объем мозга приближался к мозгу человека — около 1400 $см^3$ и более, но извилин мозга было меньше. Изогнутость позвоночника в поясничной области у них была меньше, чем у современного человека. Они жили в тяжелых условиях наступления ледников, в пещерах, где постоянно поддерживали огонь. Питались растительной и мясной пищей, но оставались еще каннибалами.

Рис. 41.
Неандерталец.
I — череп; *II* — примитивные каменные орудия: *1* — остроконечник; *2* — скребло; *3* — резец; *4* — способ пользования резцом.

Неандертальцы пользовались разнообразными каменными и костяными орудиями (рис. 41). Каменные орудия изготовлялись из пластин. Один камень обрабатывали другим путем отжима. Видимо, у них были и деревянные орудия.

Судя по строению черепа и лицевых костей, ученые полагают, что при общении между собой неандертальцы пользовались жестами, нечленораздельными звуками и зачаточной членораздельной речью. Они жили группами по 50—100 человек. Мужчины коллективно охотились на зверей, женщины и дети собирали съедобные корни и плоды, старшие, более опытные, изготовляли орудия. Неандертальцы одевались в шкуры. Неандертальцев считают видами, относящимися ко второму подроду — древним людям (род людей). В суровых условиях жизни неандертальцев естественный отбор происходил по линии выносливости, ловкости, смелости. Но большую роль играли и социальные факторы: трудовая деятельность в коллективе, совместная борьба за жизнь и развитие интеллекта. Последние неандертальцы (около 28 тыс. лет назад) жили среди первых современных людей.

Первые современные люди. Известно большое количество находок скелетов, черепов и орудий первых современных людей — *кроманьонцев* (найдены в местечке Кроманьон на юге Франции), сформировавшихся 30—40 тыс. лет назад. Остатки кроманьонца обнаружены и в СССР (к югу от Воронежа, на правом берегу Дона). Найдены они также в Африке, Азии и Австралии.

Кроманьонцы ростом были до 180 *см*, с высоким прямым лбом и объемом черепной коробки до 1600 $см^3$, сплошной надглазничный валик отсутствовал. Развитый подбородочный выступ указывал на хорошее развитие членораздельной речи (рис. 42, *I*). Кроманьонцы жили в построенных ими жилищах, пещерах с рисунками на стенах, изображавшими эпизоды охоты, пляски, людей. Рисунки сделаны охрой и другими минеральными красками или нацарапаны. Кроманьонцы одевались в одежды

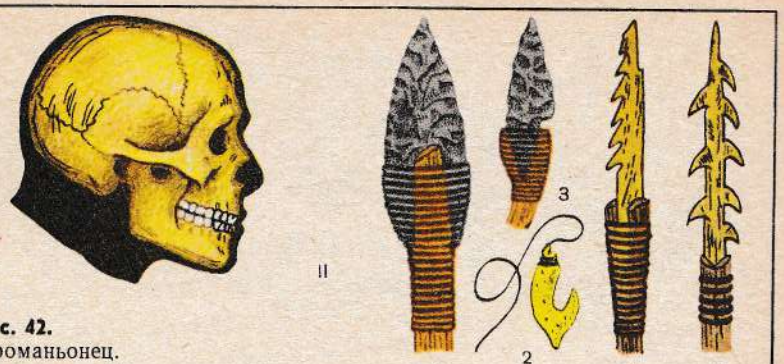


Рис. 42.
Кроманьонец.
I — череп; *II* — орудия: *1* — наконечник на деревянной рукоятке; *2* — костяной крючок; *3* — каменный наконечник; *4* — гарпун из рога; *5* — копье-металка.

из шкур, сшитые костяными и кремневыми иглами. Техника изготовления орудий труда и предметов быта много совершеннее, чем у неандертальцев. Орудия из рога, кости, кремня очень разнообразны, украшены резьбой. Человек умел шлифовать, сверлить, знал гончарное дело (рис. 42, *II*). Он приручал животных и делал первые шаги в земледелии. Кроманьонцы жили родовым обществом, у них зарождались зачатки религии.

Кроманьонцы и современные люди образуют вид Homo sapiens — *человек разумный,* относящийся к третьему подроду — новым людям (род людей). В жизни кроманьонцев ведущую роль играли социальные факторы.

Кроманьонцы перешли от преимущественно биологической эволюции предшественников к эволюции социальной. В их развитии особую роль стали играть воспитание, обучение, передача опыта. Популяции новых людей в борьбе за существование одерживали верх над всеми другими популяциями не только ловкостью и сообразительностью, но прежде всего оберегая свое потомство — свое будущее — и стариков — живых носителей накопленного опыта (знание способов охоты, выделки орудий, традиций, обычаев). На смену каннибализму человек обретает способность жертвовать собой во имя популяции, племени, семьи.

Поднявшись от животного мира, наши предки в результате сложного и длительного процесса становления человека превратились в людей современного вида. Ведущими и определяющими стали социальные факторы и законы. В этом качественное своеобразие эволюции человека по сравнению с эволюцией животных.

Индивидуальные наследственные изменения .. теперь имеют место у человека, но на основе развивающегося знания и социального переустройства он учится управлять биологическими законами, предупреждать вредные проявления и усиливать полезные.

? **1.** Докажите, что родословная человека подтверждает роль труда как главного, ведущего фактора антропогенеза. **2.** Почему в процессе превращения обезьяны в человека естественный отбор постепенно потерял значение ведущего фактора эволюции? **3.** Отметьте черты человека у питекантропов, у неандертальцев. **4.** Чем отличались древние люди от древнейших? **5.** В чем отличие кроманьонцев от неандертальцев? **6.** Сравните остатки материальной культуры древнейших и древних людей и сделайте выводы о роли труда и общественной жизни в эволюции наших предков. **7.** В результате анализа остатков материальной культуры кроманьонцев докажите, что они перешли от биологической эволюции по преимуществу к социальной.

28. ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ РАСЫ. КРИТИКА РАСИЗМА И СОЦИАЛЬНОГО ДАРВИНИЗМА

Путь развития всего человечества был единым — через труд, через организацию и развитие общества. Когда люди достигли определенной приспособленности к прямой походке и трудовой деятельности, эволюция их физического склада замедлилась и свелась к эволюции мелких, второстепенных признаков. В настоящее время на Земле обитает один вид человека. На принадлежность к одному виду указывает единство строения у всех людей черепа, мозга, стопы, руки, наличие одних и тех же групп крови, легкая скрещиваемость и плодовитость.

Человечество образует три большие расы: экваториальную (негроидную, или негроидно-австралоидную, — черную), евразийскую (европеоидную — белую) и азиатско-американскую (монголоидную — желтую). Каждая из них делится на малые расы. Например, монголоидная раса включает малые расы — австралийскую, индийскую и др. Помимо этих рас, существуют еще смешанные, которые сформировались в разные исторические времена в зонах контактов больших рас.

Различия между расами заключаются в морфологических особенностях цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. п. Такие различия возникли когда-то у популяций, живших в разнообразных природных условиях. Например, темная пигментация кожи могла возникнуть как защитное приспособление организма против ярких лучей солнца; в курчавых волосах создаются воздушные прослойки, защищающие от жары. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим предохраняет от рахита, узкий выступающий нос согревает вдыхаемый воздух.

Никаких существенных различий между представителями разных рас в умственных способностях, мышлении, речи установить нельзя.

Народы разных рас стоят на различных уровнях развития культуры в силу ряда общественно-экономических факторов, а не своей биологической неравноценности.

С развитием социальных отношений обособленность человеческих рас и морфологические отличия между ними уменьшаются в результате смешанных браков.

Наука о расах — расоведение — изучает происхождение рас, родственные отношения между ними, характерные признаки и условия среды, к которой исторически приурочена та или иная раса. Полученные материалы важны для решения проблемы происхождения человека.

В буржуазных странах реакционные ученые проповедуют «расистские теории». Сущность их состоит в утверждении, что человеческие расы якобы неравноценны: одни — высшие, другие — низшие. Расисты считают, что причина экономической и культурной отсталости некоторых народов заключается в их «расовой биологической неполноценности».

Расисты расценивают расовые различия как видовые и даже родовые, не признавая единства происхождения рас и утверждая, что каждая раса происходит от своего предка и не связана родством с другими. Среди представителей любой расы можно встретить расистов, стремящихся доказать, что именно их раса (европеоидная, монголоидная, негроидная) стоит выше других.

Теория о делении рас на «высшие» и «низшие» направлена к оправданию империалистических войн, колониальной политики и расовой дискриминации.

К расистским теориям примыкает социальный дарвинизм, антинаучная реакционная теория о действии законов борьбы за существование и естественного отбора в человеческом обществе.

Социал-дарвинисты считают, что современный капитализм предоставляет все возможности для естественного отбора биологически более ценных людей. С их точки зрения, социальное неравенство и деление общества на классы — следствия биологического неравенства людей, подвергающихся контролю естественного отбора. Нетрудно видеть, что эта ложная теория ничего общего не имеет с дарвинизмом и является попыткой оправдать капиталистическое общество.

? **1. Какие можно привести доказательства принадлежности всех человеческих рас к одному виду? 2. Что такое «расовая теория» и в чем ее реакционная сущность? 3. В чем идеологическая сущность социального дарвинизма и кому он служит?**

II. КЛЕТКА И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

После подробного знакомства с дарвинизмом, с доказательствами и методами изучения эволюции органического мира, не остается никаких сомнений в том, что каждый из видов существующих сейчас животных и растений возник и развился в результате длительного эволюционного процесса. Материалы, накопленные разнообразными биологическими науками, такими, как сравнительная анатомия, эмбриология, палеонтология, биогеография, дают возможность не только проследить главнейшие этапы эволюции органического мира, но и установить единство его происхождения, строения и развития.

Свыше 100 лет назад было установлено, что огромное большинство живых организмов, населяющих нашу планету, имеет клеточное строение. *Клетка представляет собой не только основную единицу строения, но также основную единицу жизнедеятельности и развития всех существующих сейчас животных и растительных организмов.*

Науку, которая изучает строение, химический состав, процессы жизнедеятельности и размножения клеток, называют *цитологией* (греч. «цитос» — клетка, «логос» — наука). Она развивается сейчас очень быстро и располагает огромным материалом о строении, функциях и эволюции клетки.

Клеточная теория. Большинство клеток имеет микроскопически малые размеры. Глаз человека способен различить две точки, расположенные друг от друга на расстоянии не меньше чем 0,1 *мм*, а размеры клеток, входящих в состав тканей многоклеточных организмов, меньше 0,1 *мм* в 2—3 раза, и поэтому нельзя рассмотреть строение клетки невооруженным глазом. Начать изучение клетки стало возможным лишь после изобретения микроскопа (Роберт Гук, 1665).

В 1838 г. на основе знаний о клетке, накопившихся за период, равный почти двум столетиям, была создана клеточная теория. Особое значение в создании и окончательной формулировке клеточной теории принадлежит работам ботаника М. Шлейдена и зоолога Т. Шванна. Теорию о клеточном строении организмов Т. Шванн подробно изложил в классическом труде «Микроскопические исследования о соответствии в строении и росте животных и растений».

Сущность клеточной теории состоит в том, что все живые существа — растения, животные, включая и одноклеточные организмы, — состоят из клеток и их производных.

Впоследствии клеточная теория была многократно проверена и дополнена многими новыми фактами. Так, академик Российской Академии наук Карл Бэр открыл яйцеклетку млекопитающих и установил, что все организмы начинают свое развитие из одной клетки. Эта клетка представляет собой оплодотворенное яйцо, которое дробится, образует новые клетки, а из них формируются ткани и органы будущего организма.

Открытие К. Бэра показало, что *клетка не только единица строения, но и единица развития всех живых организмов.*

Несколько позже, благодаря развитию биохимических исследований, было доказано, что клетки всех организмов сходны по химическому составу и у них однотипно протекают основные процессы обмена веществ.

Клеточная теория — одно из выдающихся достижений прошлого столетия. Она показывает единство происхождения животных и растений на основании сходства их клеточного строения, которое представляет важнейший принцип организации живого. Создание клеточной теории высоко оценил Ф. Энгельс, поставив ее рядом с законом сохранения материи и энергии и теорией естественного отбора Ч. Дарвина.

С клеточной теорией тесно связано возникновение и развитие цитологии как самостоятельной биологической науки. В конце XIX в. и особенно в начале XX в. микроскоп был усовершенствован настолько, что стало возможным изучение строения животной и растительной клетки и были открыты основные ее органоиды, а также разнообразные включения.

ГЛАВА VI.

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Химическая деятельность клетки составляет основу ее жизни, главное условие ее развития и функционирования.

У разных клеток обнаруживается сходство не только в строении, но и в химическом составе. Это указывает на общность происхождения клеток. Данные об элементарном составе клеток представлены в таблице.

Содержание химических элементов в клетке (в %)

Кислород	65—75	Магний	0,02—0,03
Углерод	15—18	Натрий	0,02—0,03
Водород	8—10	Кальций	0,04—2,00
Азот	1,5—3,0	Железо	0,01—0,015
Калий	0,15—0,4	Цинк	0,0003
Сера	0,15—0,2	Медь	0,0002
Фосфор	0,20—1,00	Йод	0,0001
Хлор	0,05—0,10	Фтор	0,0001

Как видно из таблицы, в состав клеток входит много различных элементов. Из 104 элементов периодической системы Менделеева в клетках обнаружено около 60. Следует подчеркнуть, что живая клетка состоит из тех же элементов, что и неживые объекты. Это указывает на связь и единство живой и неживой природы.

Элементы, входящие в состав клетки, можно разделить на три группы. В первую группу входят 4 элемента: кислород, углерод, водород и азот. Содержание этих элементов в клетке наиболее велико. На их долю приходится почти 98% всего состава клетки. Вторую группу образуют элементы, содержание которых в клетке исчисляется десятыми и сотыми долями процента. Таких элементов 8: калий, сера, фосфор, хлор, магний, натрий, кальций и железо. В сумме они составляют примерно 1,9%. К третьей группе относятся все остальные элементы. Они содержатся в клетке в исключительно малых количествах (менее 0,01%). Их называют поэтому *микроэлементами.*

На атомном уровне различий между химическим составом органического и неорганического мира нет. Различия обнаруживаются на более высоком уровне организации — на молекулярном. Не все соединения, содержащиеся в клетке, специфичны только для живой природы. Такие вещества, как вода и соли, распространены и вне живого. Но в составе живых тел и в продуктах их жизнедеятельности уже давно обнаружено присутствие большого числа углеродсодержащих соединений, характерных только для организмов. Эти соединения были названы поэтому *органическими.* Содержание основных химических соединений, обнаруженных в клетках, представлено в таблице.

Содержание в клетке химических соединений (в %)

Соединения	
неорганические	органические
Вода 70—80	Белки 10—20
Неорганические вещества 1,0—1,5	Углеводы 0,2—2,0
	Жиры 1—5
	Нуклеиновые кислоты 1,0—2,0
	АТФ и другие низкомолекулярные органические вещества 0,1—0,5

29. ВОДА. НЕОРГАНИЧЕСКИЕ СОСТАВНЫЕ ЧАСТИ КЛЕТКИ

Вода. Из таблицы видно, что среди веществ клетки на первом месте стоит вода. Содержание воды в разных клетках колеблется, обычно она составляет около 80% их массы. Высокое содержание воды в клетке — необходимое условие ее жизненной активности. Чем выше содержание воды в клетке, тем интенсивнее ее жизнедеятельность. Так, в быстрорастущих клетках эмбрионов человека и животных содержится около 95% воды. В клетках молодого организма воды до 80%, а к старости снижается до 60%. Высокоактивные клетки мозга содержат около 85% воды, а в малоактивных клетках жировой ткани содержание воды не превышает 40%. Смерть в результате лишения воды наступает раньше, чем от отсутствия пищи. Потеря более 20% массы за счет воды для человека смертельна.

Роль воды в клетке велика и многообразна. Вода определяет многие физические свойства клеток — их объем, упругость. Весьма существенна роль воды как растворителя. Многие вещества поступают в клетки в водном растворе, и в водном же растворе отработанные продукты выводятся из клеток. Большинство химических реакций, протекающих в клетке, может идти только в водном растворе. Вода непосредственно участвует во многих химических реакциях клетки. Так, например, расщепление белков, жиров, углеводов и других веществ происходит в результате химического взаимодействия этих веществ с водой. Наконец, вода играет существенную роль в распределении и отдаче тепла в клетке.

Биологическая роль воды определяется особенностями ее молекулярной структуры, полярностью ее молекул, способностью образовывать водородные связи. Этими свойствами объясняется, в частности, высокая удельная теплоемкость воды, что имеет значение для регуляции тепла в клетке. При изменении температуры внешней среды в клетке происходит поглощение или выделение тепла благодаря разрыву или новообразованию водородных связей между молекулами воды. Таким образом, колебания температуры внутри клетки, несмотря на резкие ее изменения во внешней среде, смягчаются. Особенностями внутримолекулярной структуры воды объясняются и ее свойства как растворителя. В воде растворяются очень многие вещества: соли, различные органические вещества — белки, углеводы и т. д. Вещество растворяется в том случае, если энергия притяжения молекул воды к молекулам вещества оказывается больше, чем энергия притяжения между молекулами воды. Вещества, у которых энергия притяжения к воде высокая и, следовательно, растворимость особенно большая, называют *гидрофильными* (греч. «гидро» — вода, «филео» — люблю). Существует большая группа веществ, трудно или практически почти нерастворимых в воде. К ним относится большинство неполярных веществ: жиры, липоиды, каучук, парафин и др. Энергия притяжения молекул воды к неполярным молекулам оказывается меньшей, чем энергия водородных связей. Вещества, у которых энергия притяжения к воде особенно слабая и растворимость соответственно очень низкая, называют *гидрофобными* (греч. «гидро» — вода, «фобос» — страх).

Из веществ, содержащихся в клетке, гидрофобными свойствами обладают жиры и липоиды. Тончайший слой этих веществ входит в состав клеточных мембран и благодаря этому ограничивается переход воды из наружной среды в клетку и обратно, а также из одних участков клетки в другие.

Неорганические составные части клетки. Из химических элементов, входящих в состав клеток, одни участвуют в построении органических соединений, другие находятся в виде неорганических веществ. Из углерода, водорода и кислорода состоят углеводы и жиры. Во все белки и нуклеиновые кислоты, кроме перечисленных элементов, входит азот. Многие белки содержат серу. Фосфор — составная часть нуклеиновых кислот, железо входит в состав гемоглобина, магний содержится в хлорофилле, йод участвует в построении молекулы тироксина (гормона щитовидной железы) и т. д.

Из неорганических веществ клетки большая часть находится в виде солей. Наиболее важны из катионов — K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}; из анионов — HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$. Cl^-, HCO_3^-.

Концентрации катионов и анионов в клетке и в среде ее обитания, как правило, резко различны. Так, внутри клетки довольно высокая концентрация калия и очень малая — натрия. Напротив, в среде, окружающей клетку, — в плазме крови, в морской воде — мало калия и довольно высокая концентрация натрия. Пока клетка жива, это различие в концентрации ионов между клеткой и средой стойко удерживается. После смерти клетки содержание ионов в клетке и среде быстро выравнивается.

Содержащиеся в клетке и окружающей среде ионы имеют важное значение для нормального функционирования клетки. При отсутствии или недостаточной концентрации катионов K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} клетка утрачивает возбудимость и погибает.

От солей в значительной мере зависят поступление воды в клетку и ее буферные свойства. Мембраны проницаемы для мел-

ких молекул воды и непроницаемы для крупных молекул и ионов. Если в среде содержание воды более высокое, чем в клетке, то выравнивание концентрации воды между клеткой и средой происходит путем проникновения воды из среды в клетку. На этом свойстве основано всасывание воды корнями растений. Содержание воды в 0,9%-ном растворе NaCl такое же, как и в клетках теплокровных животных. Такой раствор называют физиологическим и применяют в качестве кровозаменяющей жидкости.

Буферные свойства проявляются в способности клетки сохранять реакцию ее содержимого на постоянном уровне (слабощелочной, почти нейтральной), несмотря на то что в процессе жизнедеятельности непрерывно образуются сильнокислые и щелочные продукты. Буферность клетки обеспечивается содержащимися в ней анионами слабых кислот и слабыми кислотами (HCO_3^-, H_2CO_3, HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$), которые связывают ионы водорода и гидроксид-ионы, в результате чего реакция клетки практически не изменяется.

Минеральные вещества содержатся в клетке не только в растворенном, но и в твердом состоянии; в частности, прочность и твердость костной ткани, раковин моллюсков обеспечиваются присутствием в них нерастворимого фосфорнокислого кальция.

Если в среде, окружающей клетку, содержатся в недостаточном количестве элементы P, Fe, Mg, микроэлементы J, Co, Zn и др., то нарушается образование важных соединений: нуклеиновых кислот, гемоглобина, хлорофилла, тироксина и т. д., в результате возникают различные заболевания, задержка роста и развития.

? 1. Какие особенности структуры воды важны для понимания ее биологической роли? 2. Какие неорганические ионы содержатся в клетке? Какую роль играют содержащиеся в клетке катионы? 3. Объясните, почему эритроциты человека, если их поместить в воду или в 0,3%-ный раствор NaCl, набухают и лопаются. 4. Что такое буферные свойства клетки и каков их механизм?

30. БЕЛКИ

Из веществ клетки после воды на первом месте по количеству (см. табл. на стр. 112) и значению стоят белки.

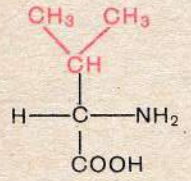
В отличие от обычных органических соединений белки обладают рядом существенных особенностей. Прежде всего у них огромная молекулярная масса. Молекулярная масса такого органического вещества, как этиловый спирт, равна 46, бензола — 78 и т. д.

Молекулярная масса одного из белков яйца равна 36 000, а одного из белков мышц достигает 1 500 000. Ясно, что по сравнению с молекулами спирта или бензола и многих других органических соединений молекула белка — великан. В ее построении участвуют тысячи атомов. Для того чтобы подчеркнуть гигантские размеры такой молекулы, ее обычно называют *макромолекулой*.

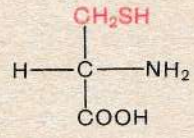
Среди органических соединений белки самые сложные. Они относятся к соединениям, называемым полимерами. Молекула любого полимера представляет собой длинную цепь, в которой многократно повторяется одна и та же сравнительно простая структура, называемая мономером. Если обозначить мономер буквой А, то структура полимера может быть записана так: А-А-А-А.

В природе, кроме белков, существует много других полимеров, например целлюлоза, крахмал, каучук, нуклеиновые кислоты и др. В последние годы химики создали множество искусственных полимеров: полиэтилен, капрон, лавсан и пр. Большинство природных полимеров и все искусственные построены из одинаковых мономеров. *Белки, в отличие от обычных полимеров, построены хотя и из сходных по структуре, но не вполне одинаковых мономеров.*

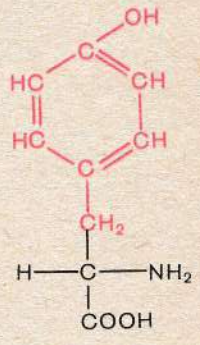
Мономерами белка являются аминокислоты. В составе белковых полимеров обнаружено 20 различных аминокислот. Каждая аминокислота имеет особое строение, свойства и название. Приведем для примера формулы трех аминокислот. Рядом с их названиями даны их сокращенные обозначения (в скобках):



Валин (вал)

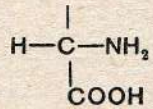


Цистеин (цис)



Тирозин (тир)

Как видно из формул, молекула каждой аминокислоты состоит из двух частей. Одна часть у всех аминокислот одинаковая — это группировка:



Другая часть, называемая радикалом, у всех аминокислот разная: у валина — углеводородная цепочка; у цистеина — группа — CH_2SH; у тирозина — сложная группа атомов, содержащая бензольное кольцо. В общую для всех аминокислот груп-

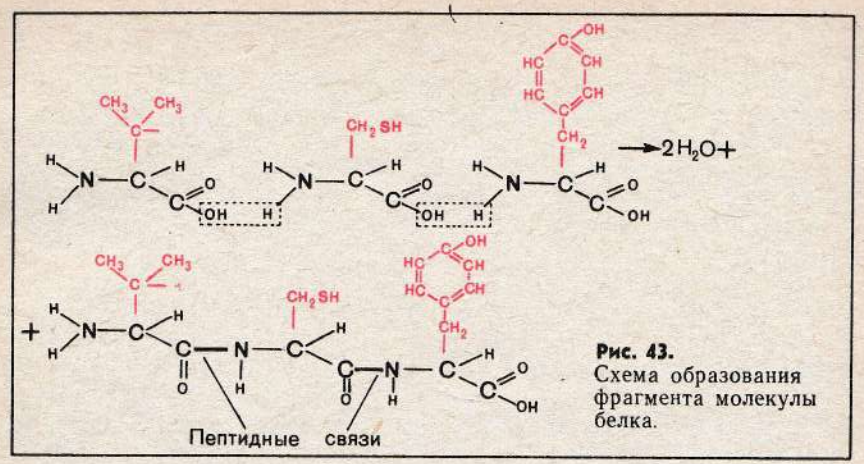


Рис. 43.
Схема образования фрагмента молекулы белка.

пировку входит основная аминогруппа ($—NH_2$) и кислотная карбоксильная группа (—COOH). Через эту общую группировку и происходит сцепление аминокислот при образовании белкового полимера. Как это происходит, поясняет рисунок 43: из аминогруппы одной аминокислоты и карбоксила соседней аминокислоты выделяется молекула воды, и за счет освободившихся валентностей остатки аминокислот соединяются.

Между соединившимися аминокислотами возникает связь HN—CO, называемая *пептидной связью,* а образовавшееся соединение называют *пептидом*. Из двух аминокислот образуется дипептид (димер), из трех аминокислот таким же образом возникает трипептид (тример), из многих — полипептид (полимер).

Природный белок и представляет собой полипептид, т. е. цепь из нескольких десятков или сотен аминокислотных звеньев. Белки различают по составу аминокислот, и по числу аминокислотных звеньев, и по порядку расположения их в цепи. Если обозначить каждую аминокислоту буквой, получится алфавит из 20 букв. Попробуйте теперь составить из этих букв фразы из 100, 200, 300 букв. Каждая такая фраза будет соответствовать какому-нибудь одному белку. Достаточно переставить одну букву — и смысл фразы исказится, получится новая фраза и соответственно новый изомер белка. Легко себе представить, какое гигантское число вариантов можно при этом получить. Действительно, число различных белков, содержащихся в клетках животных и растений, исключительно велико.

Строение молекулы белка. Если учесть, что размер каждого аминокислотного звена составляет около 3Å, то, очевидно, макромолекула белка, которая состоит из нескольких сотен аминокислотных звеньев, должна была бы представлять собой длинную цепь. В действительности макромолекулы белка имеют вид шариков (глобул). Следовательно, в природном белке

полипептидная цепь каким-то образом закручена, как-то уложена. Исследования показывают, что в укладке полипептидной цепи нет ничего случайного или хаотического, каждому белку присущ определенный, всегда постоянный характер укладки.

В сложной структуре белковой макромолекулы различают несколько уровней организации.

Первым, наиболее простым из них является сама полипептидная цепь, т. е. цепь аминокислотных звеньев, связанных между собой пептидными связями (рис. 44, *1*). Эту структуру называют *первичной структурой белка;* в ней все связи ковалентные, т. е. самые прочные химические связи.

Следующим, более высоким уровнем организации является *вторичная структура,* где белковая нить закручивается в виде спирали. Витки спирали располагаются тесно, и между атомами и аминокислотными радикалами, находящимися на соседних витках, возникает притяжение. В частности, между пептидными

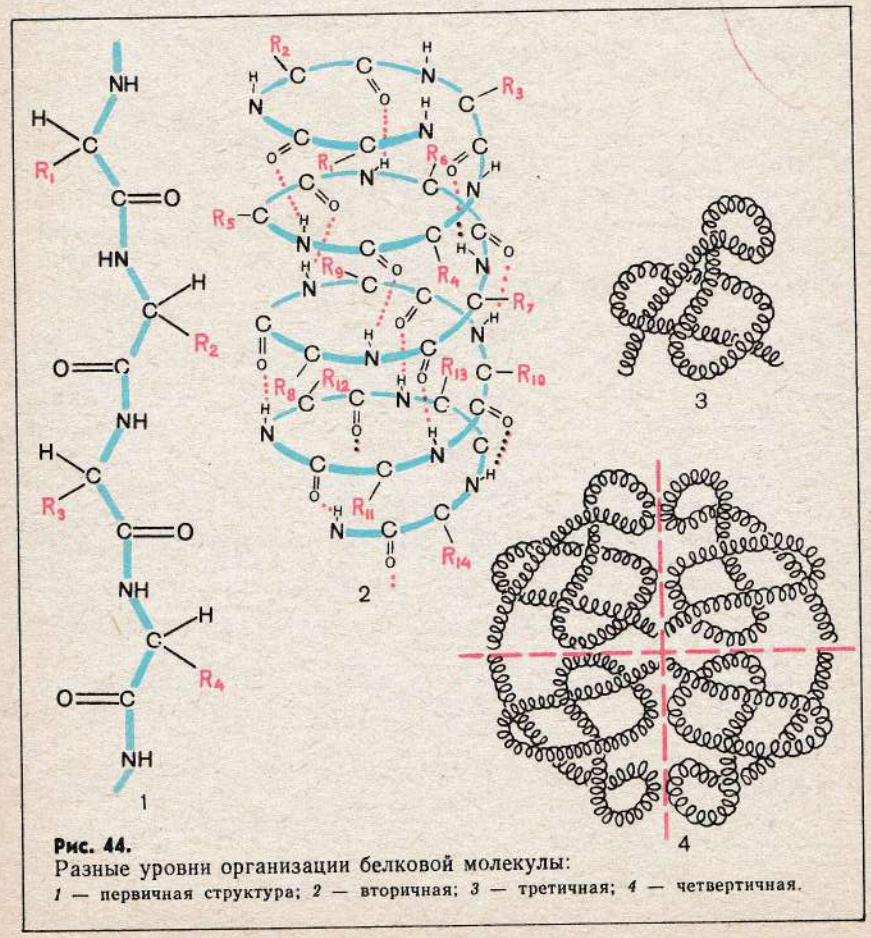


Рис. 44.
Разные уровни организации белковой молекулы:
1 — первичная структура; *2* — вторичная; *3* — третичная; *4* — четвертичная.

связями, расположенными на соседних витках, образуются водородные связи (между NH- и CO-группами). Водородные связи значительно слабее ковалентных, но, повторенные многократно, они дают прочное сцепление. Полипептидная спираль, «прошитая» многочисленными водородными связями, представляет достаточно устойчивую структуру (рис. 44, *2*). Вторичная структура белка подвергается дальнейшей укладке. Она сворачивается причудливо, но вполне определенно и у каждого белка строго специфично.

В результате возникает конфигурация, называемая *третичной структурой белка* (рис. 44, *3*). Связи, поддерживающие третичную структуру, еще слабее водородных. Их называют гидрофобными. Это — силы сцепления между неполярными молекулами или неполярными радикалами. Такие радикалы встречаются у ряда аминокислот. По той же причине, по какой распыленные в воде частицы масла или какого-нибудь другого гидрофобного вещества слипаются в капельки, происходит слипание гидрофобных радикалов полипептидной цепи. Хотя гидрофобные силы сцепления относятся к слабейшим связям, но благодаря их многочисленности они в сумме дают значительную энергию взаимодействия. Участие «слабых» связей в поддержании специфической структуры белковой макромолекулы обеспечивает достаточную ее устойчивость и вместе с тем высокую подвижность. У некоторых белков в поддержании третичной структуры макромолекулы существенную роль играют так называемые —S—S— (эс-эс-связи) ковалентные связи, возникающие между радикалами аминокислоты цистеина (цис), находящимися на удаленных друг от друга участках полипептидной цепи.

Выяснение всех деталей строения белка, т. е. полная характеристика его структурной организации, — очень сложная и длительная работа. Однако для ряда белков эти данные уже получены. На рисунке 45 изображена структура белка рибонуклеазы. Для упрощения на рисунке не показано, как закручивается в спираль полипептидная цепь, а третичная структура изображена в плоскости бумаги. Как видно из рисунка 45, первичная структура рибонуклеазы образована 124 аминокислотными остатками. Их нумеруют, причем счет принято вести, начиная с аминокислотного остатка, сохранившего NH_2-группу. Аминокислотный остаток, сохранивший карбоксильную группу, считают последним.

В ряде случаев несколько белковых макромолекул соединяются друг с другом и образуют громадные агрегаты. Так, например, гемоглобин представляет комплекс из четырех макромолекул этого белка (рис. 44, *4*). Оказывается, только в такой «упаковке» гемоглобин способен нормально функционировать, т. е. присоединять и транспортировать молекулы кислорода. Подобные полимерные образования, в которых в роли мономеров выступают макромолекулы белка, называют *четвертичными структурами*. Крепление четвертичной структуры осуществляется

«слабыми» (водородными, гидрофобными) связями, а в некоторых случаях и S—S-связями.

Денатурация белка. Чем выше уровень организации белка, тем слабее поддерживающие его связи. Под влиянием различных физических и химических факторов — высокой температуры, действия химических веществ, лучистой энергии и др. — «слабые» связи рвутся, структуры белка — четвертичная, третичная и вторичная — деформируются, разрушаются и свойства его изменяются. Нарушение природной, уникальной структуры белка называют *денатурацией*. Степень денатурации белка зависит от интенсивности воздействия на него различных факторов: чем интенсивнее воздействие, тем глубже денатурация.

При слабом воздействии изменение белка может ограничиться распадом четвертичной структуры (рис. 46, *1*). Более сильное воздействие приведет к частичному развертыванию третичной структуры (*2*). При еще более сильном воздействии макромо-

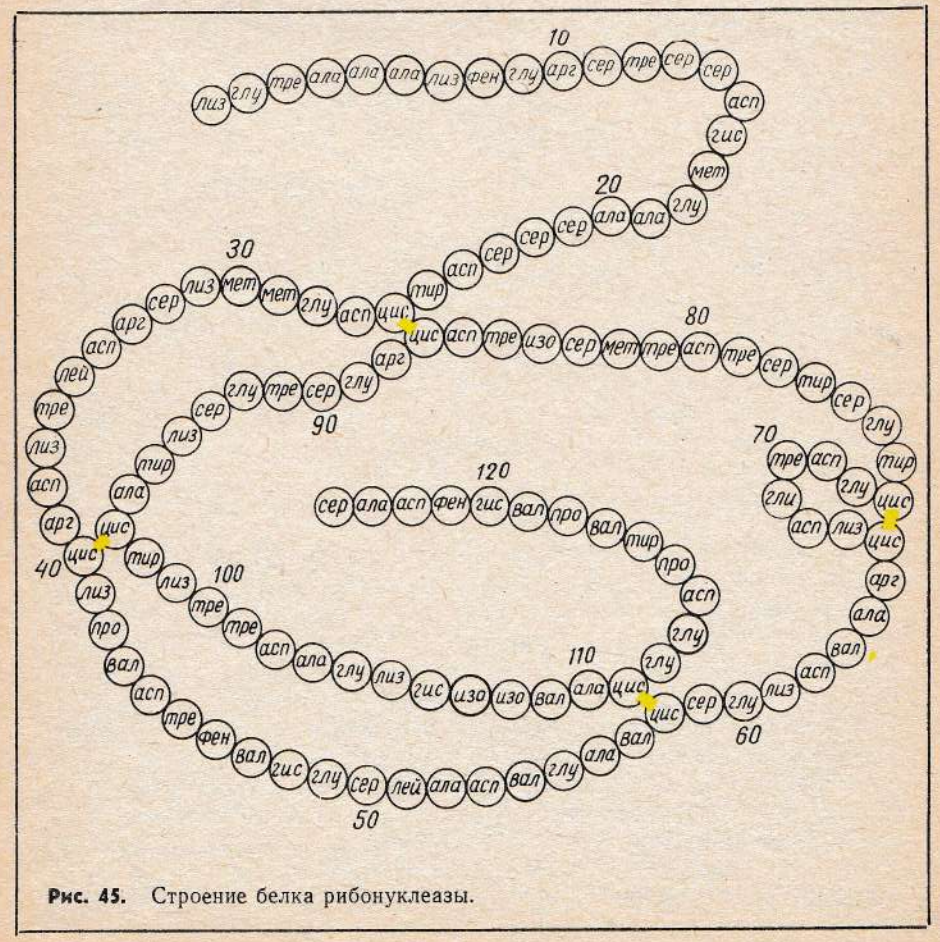


Рис. 45. Строение белка рибонуклеазы.

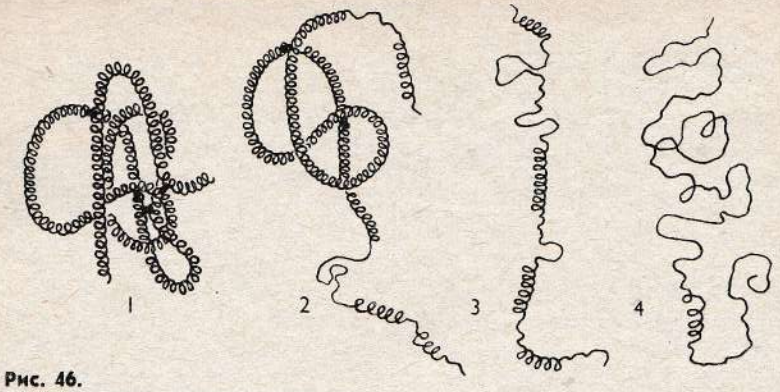


Рис. 46.
Схема процесса денатурации белка.

лекула может развернуться полностью и остаться в форме своей первичной структуры (*3, 4*).

Белки отличаются друг от друга по легкости денатурации. Денатурация яичного белка происходит, например, при температуре 60—70°С, а сократительный белок мышц денатурируется при 40—45°С.

Многие белки денатурируются от действия ничтожных концентраций химических веществ, а некоторые даже от незначительного механического воздействия.

Как показывают исследования, процесс денатурации обратим, т. е. денатурированный белок может перейти обратно в природный. Даже полностью развернутая макромолекула белка способна самопроизвольно восстановить свою структуру. Отсюда следует, что все особенности строения макромолекулы природного белка определяются его первичной структурой, т. е. составом аминокислот и порядком их следования в цепи. Этот вывод подтверждается и следующим фактом. Выше шла речь о белке рибонуклеазе, первичная структура которого полностью установлена.

Этот белок в 1969 г. был синтезирован в лаборатории. Первую аминокислоту прикрепили к твердому полимеру и на нем же производили наращивание следующих аминокислотных звеньев. В ходе этого синтеза, по сложности не имеющего себе равных в истории органической химии, потребовалось выполнить более 11 000 операций. Когда готовую полипептидную цепь, состоящую из 124 звеньев, сняли с полимера и перевели в водный раствор, она самопроизвольно закрутилась в спираль, затем свернулась в клубок и обнаружила присущую рибонуклеазе биологическую (ферментативную) активность. Таким образом, и на этом примере видно, что вся специфика строения макромолекулы белка зависит только от его первичной структуры, т. е. от состава аминокислот и от чередования их в полипептидной цепи.

Роль белков в клетке. Значение белков для жизни велико и многообразно. Прежде всего белки — это *строительный материал* клетки.

Белки участвуют в образовании оболочки, органоидов и мембран клетки. У высших организмов из белков построены кровеносные сосуды, сухожилия, волосы и т. д. Таким образом, первейшая функция белков строительная.

Громадное значение имеет *каталитическая роль белков*. Скорость химических реакций зависит от свойств реагирующих веществ и от их концентрации. Чем вещества активнее, чем концентрация их больше, тем скорость реакции выше. Химическая активность клеточных веществ, как правило, невелика. Концентрации их в клетке большей частью незначительны. Таким образом, реакции в клетке должны были бы протекать очень медленно. Между тем известно, что химические реакции в клетке идут со значительной скоростью. Это достигается благодаря наличию в клетке катализаторов. Все клеточные катализаторы — белки. Их называют биокатализаторами, а чаще — *ферментами*. Каталитическая активность ферментов необычайно велика. Они ускоряют реакции в десятки, сотни миллионов раз.

По химической структуре ферменты — обычные белки, т. е. они состоят из обычных аминокислот, обладают вторичной, третичной и т. д. структурами. В большинстве случаев ферменты катализируют превращение веществ, размеры молекул которых по сравнению с макромолекулами ферментов очень малы. Например, фермент каталаза имеет молекулярную массу 250 000, а перекись водорода, распад которой катализирует каталаза, всего 34.

Такое соотношение между размерами фермента и его субстрата (вещество, на которое действует фермент) наводит на мысль, что каталитическая активность ферментов определяется не всей его молекулой, а только небольшим ее участком, который называют *активным центром фермента*.

По-видимому, активный центр представляет собой какое-то сочетание аминокислотных радикалов, расположенных на соседних полипептидных цепях в третичной или четвертичной структуре фермента. Такое представление хорошо объясняет тот факт, что при денатурации фермента он лишается своей каталитической активности. Очевидно, при нарушении третичной или четвертичной структуры взаимное расположение полипептидных цепей изменяется, структура активного центра искажается и фермент лишается активности.

Почти каждая химическая реакция в клетке катализируется своим особым ферментом. Структура активного центра фермента и структура субстрата точно соответствуют один другому. Они подходят друг к другу, как ключ к замку. Благодаря наличию пространственного соответствия между структурой активного центра и структурой субстрата они могут тесно сблизиться между собой, что и обеспечивает возможность реакции между ними.

Кроме каталитической роли очень важна *двигательная функция белков*. Все виды движений, к которым способны клетки и организмы, — сокращение мышц у высших животных, мерцание ресничек у простейших, движение жгутиков, двигательные реакции растений и др. — выполняют особые, сократительные белки.

Еще одна функция белков — *транспортная*. Белок крови гемоглобин присоединяет кислород и разносит его по всем тканям и органам тела.

При введении чужеродных веществ или клеток в организм в нем происходит выработка особых белков, называемых антителами, которые связывают и обезвреживают чужеродные вещества. В этом случае белки выполняют *защитную роль*.

Наконец, существенно значение белков как источника энергии. Белки распадаются в клетке до аминокислот. Часть аминокислот употребляется для синтеза белков, часть же подвергается глубокому расщеплению, в ходе которого освобождается энергия. При полном расщеплении 1 *г* белка освобождается 17,6 *кдж* (4,2 *ккал*).

Таким образом, кроме строительной, каталитической, двигательной, транспортной и защитной роли, белкам принадлежит еще и *энергетическая функция*.

? **1. Чем отличаются белки как полимеры от других полимеров, например от крахмала или целлюлозы? 2. Что собой представляют первичная, вторичная, третичная, четвертичная структуры белков? Какие связи поддерживают эти структуры? 3. Что такое денатурация белков? 4. Какова роль ферментов в клетке? 5. На каком основании приходят к выводу, что все особенности структуры белка определяются его первичной структурой? 6. Чем определяется каталитическая активность ферментов? 7. Каково значение белков для жизни?**

31. УГЛЕВОДЫ

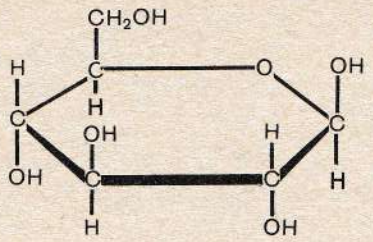
В животной клетке углеводы содержатся в небольшом количестве — около 1% (от массы сухого вещества). В клетках печени и мышцах содержание их более высокое — до 5%. Наиболее богаты разнообразными углеводами растительные клетки. В высушенных листьях, семенах, плодах, клубнях картофеля и т. д. их почти 90%.

Углеводы представляют собой органические соединения, в состав которых входят углерод, водород и кислород, причем у большинства углеводов число атомов водорода ровно вдвое больше числа атомов кислорода, т. е. так же, как и в воде. Отсюда и название — углеводы.

Углеводы разделяются на простые и сложные. Простые углеводы называют моносахаридами, сложные — полисахаридами.

Полисахариды представляют собой полимеры, в которых роль мономеров играют моносахариды.

Моносахариды. Для того чтобы иметь представление о химическом строении моносахаридов, приводим формулу глюкозы:



Названия моносахаридов имеют окончание «оза». Корнем слова служит число С — атомов в молекуле или какое-нибудь свойство моносахарида.

Таким образом, названия «триоза», «тетроза», «пентоза», «гексоза» и т. д. указывают на число атомов углерода в молекуле моносахарида, а название «глюкоза» — на сладкий вкус, «фруктоза» — на содержание этого моносахарида во фруктах, «галактоза» — на содержание этого моносахарида в молоке.

Моносахариды — бесцветные вещества, хорошо растворимые в воде, почти все они обладают приятным сладким вкусом.

Самые распространенные моносахариды — гексозы, пентозы и триозы. Из гексоз особенно важны глюкоза, фруктоза и галактоза. Глюкоза и фруктоза содержатся во многих продуктах в свободном состоянии. Сладкий вкус многих фруктов и ягод, а также меда зависит от присутствия в них этих моносахаридов. Глюкоза содержится также в крови (0,1%). Глюкоза, фруктоза и галактоза входят в состав многих ди- и полисахаридов. Из пентоз важны рибоза и дизоксирибоза. Обе в свободном состоянии не встречаются. Они входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ.

Полисахариды. Из двух моносахаридов образуется дисахарид, из трех — трисахарид, из многих — полисахарид. Ди- и трисахариды, подобно моносахаридам, хорошо растворимы в воде, обладают сладким вкусом. С увеличением числа мономерных звеньев растворимость полисахаридов уменьшается, сладкий вкус исчезает.

Из дисахаридов всем известен пищевой сахар, называемый часто также тростниковым сахаром, свекловичным сахаром или сахарозой. Сахароза образована из молекулы глюкозы и молекулы фруктозы. Молочный сахар, содержащийся в молоке всех млекопитающих, образован из молекулы глюкозы и молекулы галактозы. Из полисахаридов особенно важны и широко распространены крахмал (у растений) и гликоген (у животных). Мономерами гликогена и крахмала служит глюкоза.

Самый распространенный в природе углевод — клетчатка (целлюлоза). Древесина — почти чистая целлюлоза. По своей

структуре целлюлоза — это обычный вытянутый в длинную цепь полимер. Мономер целлюлозы — глюкоза: каждая молекула целлюлозы состоит примерно из 150—200 молекул глюкозы.

Биологическая роль углеводов. Углеводы играют роль источника энергии, необходимой для осуществления клеткой различных форм активности. Любая деятельность — движение, секреция, биосинтез, свечение и т. д. — нуждается в затрате энергии. Углеводы подвергаются в клетке глубокому расщеплению и окислению и превращаются в простейшие продукты: CO_2 и H_2O. В ходе этого процесса освобождается энергия. При полном расщеплении и окислении 1 *г* углеводов освобождается 17,6 *кдж* (4,2 *ккал*).

Кроме энергетической функции, углеводы выполняют и строительную: из углевода клетчатки состоят стенки растительных клеток.

? 1. Какие углеводы содержатся в клетке? 2. Охарактеризуйте биологическую роль углеводов.

32. ЖИРЫ И ЛИПОИДЫ

Содержание жира в клетках обычно невелико и составляет 5—15% от массы сухого вещества. Существуют, однако, клетки, в которых почти 90% жира. Эти клетки содержатся в жировой ткани. У животных жировая ткань находится под кожей и в сальнике. Жир содержится в молоке всех млекопитающих животных, причем у некоторых из них содержание жира в молоке достигает 40% (у самки дельфина). У некоторых растений большое количество жира сосредоточено в семенах и плодах, например у подсолнечника, грецкого ореха.

Наиболее примечательным свойством жира является его резко выраженный гидрофобный характер. Для растворения жира применяют неводные растворители: бензин, эфир, ацетон.

С химической стороны жиры представляют собой соединения глицерина (трехатомного спирта) с высокомолекулярными органическими кислотами.

Кроме жира, в клетке обычно присутствует довольно большое число веществ, обладающих, как и жиры, сильно гидрофобными свойствами. Эти вещества называют липоидами (греч. «липос»— жир, «эйдос» — вид).

По химической структуре некоторые липоиды сходны с жиром. Особенно много их содержится в желтке яйца, в клетках мозговой ткани.

Биологическое значение жира многообразно. Прежде всего его значение велико как источника энергии. Жиры, как и углеводы, способны расщепляться в клетке до простых продуктов (CO_2 и H_2O), и в ходе этого процесса освобождается большое количество энергии — 38,9 *кдж* на 1 *г* жира (9,3 *ккал*). Единственная пища новорожденных млекопитающих — молоко. Энергоемкость молока определяется главным образом содержанием в нем жира. Животные и растения откладывают жир в запас и расходуют его в случае необходимости. Это имеет значение для животных, приспособившихся к длительному лишению пищи, например для впадающих в холодное время года в спячку или совершающих длительные переходы через местность, лишенную источников питания (верблюды в пустыне). Высокое содержание жира в семенах необходимо для обеспечения энергией развивающееся растение, пока в нем не укрепится и не начнет функционировать корневая система.

Кроме энергетической функции, жиры и липоиды выполняют структурные и защитные функции. Жиры и липоиды нерастворимы в воде. Тончайший их слой входит в состав клеточных оболочек. Это создает препятствие для смешивания содержимого клетки с окружающей средой и отдельных частей клетки между собой.

Жир плохо проводит тепло. Он откладывается под кожей, образуя у некоторых животных (например, тюленей, китов) значительные скопления (толщиной до 1 *м*).

? 1. Какие свойства жиров и липоидов отличают их от других веществ — составных частей клетки? 2. Какова биологическая роль жира?

33. НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ. АТФ

Название «нуклеиновые кислоты» происходит от латинского слова «нуклеус», т. е. ядро. Они впервые были обнаружены и выделены из ядер клеток. Существуют два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновые кислоты (сокращенно ДНК) и рибонуклеиновые кислоты (РНК). ДНК содержится преимущественно в ядре клетки, а также в небольших количествах в митохондриях и хлоропластах. РНК находится и в ядре, и в цитоплазме. Содержание ДНК в ядрах строго постоянно, содержание РНК значительно колеблется.

Биологическое значение нуклеиновых кислот очень велико. Они играют центральную роль в синтезе белков клетки. Любая клетка возникает в результате деления материнской клетки. При этом дочерние клетки наследуют свойства и признаки материнской. Свойства и признаки клетки определяются главным образом ее белками. ДНК и РНК, как это будет показано дальше, обеспечивают синтез белков той же структуры и того же состава, которые имеются у материнской клетки.

ДНК. По структуре ДНК представляет своеобразное, непохожее ни на одно известное в химии соединение. На рисунке 47 видно, что молекула ДНК состоит из двух спирально закрученных одна вокруг другой цепей. Ширина такой двойной спирали ДНК всего 20Å, зато длина ее исключительно велика. Она может достигать нескольких десятков и даже сотен микрометров,

а длина самой крупной белковой молекулы (в развернутом состоянии) не превышает 0,1 *мкм*. Таким образом, длина молекулы ДНК в сотни и тысячи раз больше самой крупной белковой молекулы. Молекулярная масса ДНК гигантски велика: она составляет десятки и даже сотни миллионов. Эти цифры относятся к двойной спирали. На каждую цепь приходится половина массы.

С химической стороны *каждая цепь ДНК — полимер, мономерами которого являются нуклеотиды.* Для того чтобы представить себе, что такое нуклеотид, обратимся к схеме (рис. 48), из которой видно, что нуклеотид — продукт химического соединения трех разных веществ: азотистого основания, углевода (дезоксирибоза) и фосфорной кислоты.

В состав ДНК входят четыре разных типа нуклеотидов. Они различаются между собой только по структуре азотистого основания, остальная часть молекулы у всех нуклеотидов одинакова. Нуклеотиды поэтому обозначают по содержащемуся в них азотистому основанию. Углевод, содержащийся во всех нуклеотидах ДНК, называют *дезоксирибозой.*

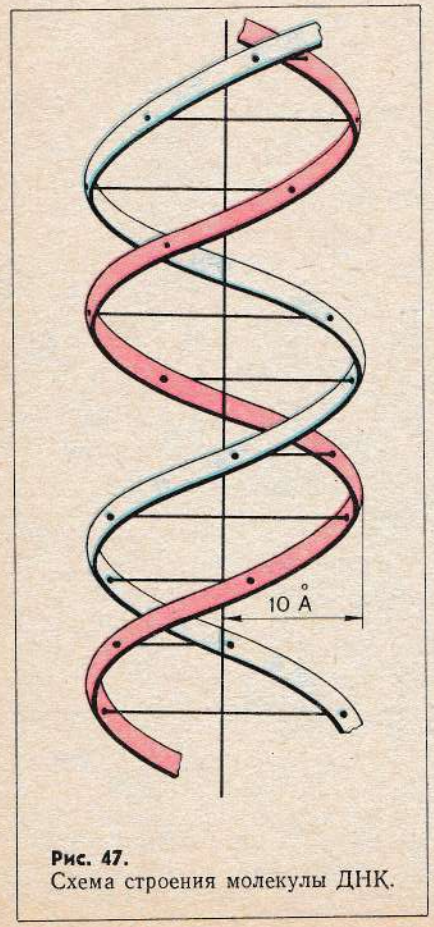


Рис. 47.
Схема строения молекулы ДНК.

Азотистое основание	Название нуклеотида	Обозначение
Аденин	Адениловый	А
Гуанин	Гуаниловый	Г
Тимин	Тимидиловый	Т
Цитозин	Цитидиловый	Ц

Сцепление нуклеотидов между собой, когда они соединяются в цепь ДНК, происходит через фосфорную кислоту и дезоксирибозу. За счет гидроксила фосфорной кислоты одного нуклеотида и гидроксила дезоксирибозы соседнего нуклеотида выделяется молекула воды и остатки нуклеотидов соединяются прочной ковалентной связью (рис. 49). Из двух нуклеотидов получается динуклеотид, из трех нуклеотидов — тринуклеотид, из многих — полинуклеотид. Каждая цепь ДНК представляет собой полинуклеотид, т. е. длинную цепь, в которой в строго определенном и для

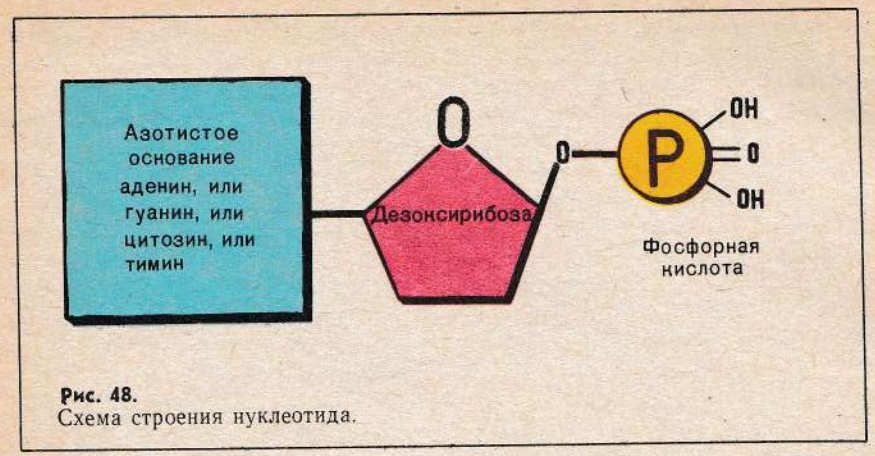


Рис. 48.
Схема строения нуклеотида.

каждой ДНК всегда в постоянном порядке следуют нуклеотиды. Достаточно переставить хотя бы один нуклеотид — и возникает новая структура, с новыми свойствами. Произведем несложный подсчет. Молекулярная масса одного нуклеотида в среднем равна 345. Молекулярную массу одной цепи ДНК примем равной 10 млн. Отсюда следует, что такая цепь состоит почти из 30 000 нуклеотидов. Хотя в строении ДНК участвуют всего 4 нуклеотида, но при таком огромном их числе, входящем в каждую цепь ДНК, нетрудно представить себе, какое гигантское число изомеров ДНК может существовать.

Рассмотрим, как располагаются относительно друг друга цепи ДНК, когда образуется спираль, и какие силы удерживают цепи между собой.

На рисунке 50 изображен небольшой участок двойной спирали ДНК. Азотистые основания одной цепи располагаются точно против азотистых оснований другой. В рас-

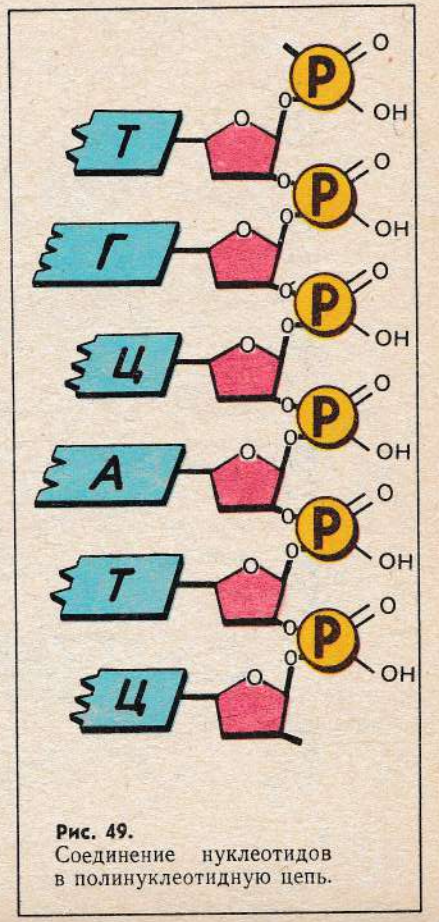


Рис. 49.
Соединение нуклеотидов в полинуклеотидную цепь.

положении противолежащих нуклеотидов имеется важная закономерность: против А одной цепи оказывается всегда Т на другой цепи, а против Г — только Ц. Никаких других вариантов не бывает. Объясняется это тем, что в А и Т, так же как в Г и Ц, края молекул азотистых оснований соответствуют друг другу геометрически (как две половинки разбитого стекла), поэтому они могут тесно сблизиться друг с другом и образовать между собой водородные связи. При этом между Г и Ц образуются три водородные связи, а между А и Т — только две. Связь Г—Ц, таким образом, более прочная, чем А—Т. Понятно теперь, почему говорят, что в паре А—Т, а также в паре Г—Ц один нуклеотид дополняет другой. Слово «дополнение» на латинском языке — «комплемент». Принято поэтому говорить, что Г является комплементарным нуклеотидом к Ц, а Ц комплементарен к Г, А комплементарен к Т и, наоборот, Т комплементарен к А. Если на каком-нибудь участке цепи ДНК следуют один за

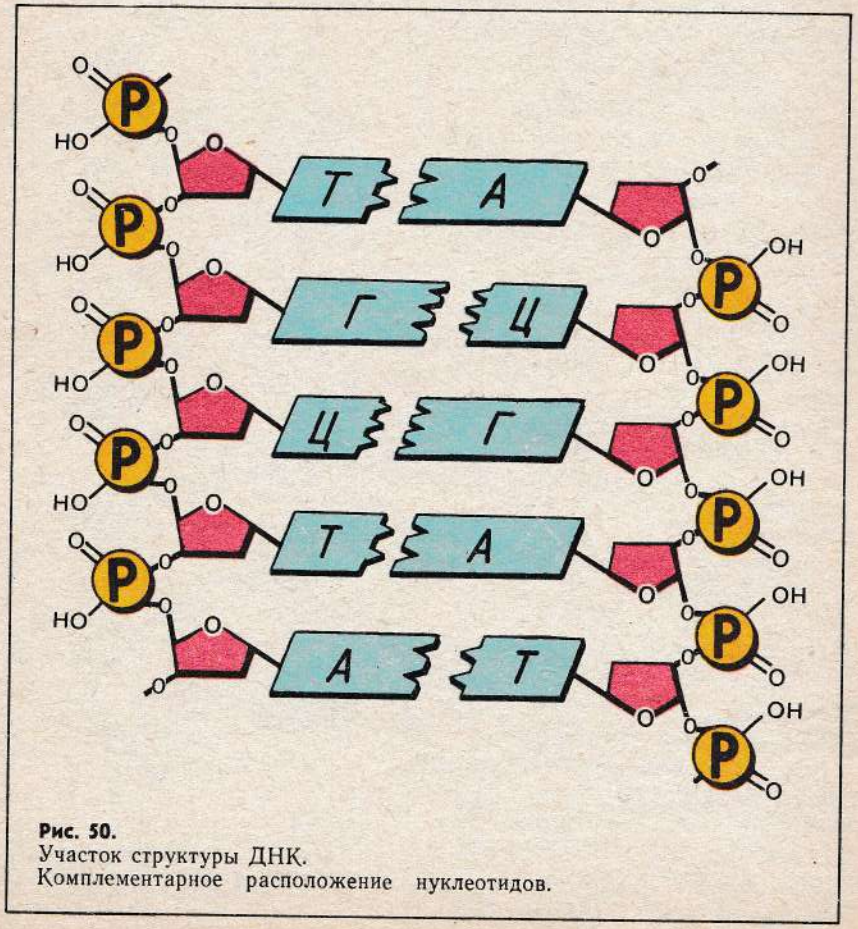


Рис. 50.
Участок структуры ДНК.
Комплементарное расположение нуклеотидов.

другим нуклеотиды А, Г, Г, Ц, Т, А, Ц, Ц, то на противолежащем участке другой цепи окажутся комплементарные к ним нуклеотиды Т, Ц, Ц, Г, А, Т, Г, Г. Таким образом, если известен порядок следования нуклеотидов в одной цепи, то по принципу комплементарности сразу же выясняется порядок следования нуклеотидов в другой цепи.

Слабые связи, повторенные многократно, дают прочные соединения. Двойная спираль ДНК, «прошитая» многочисленными «слабыми» водородными связями, образует структуру достаточно устойчивую, но и подвижную: она легко раскручивается и легко восстанавливает свою двутяжевую структуру. Почти вся ДНК содержится в ядре клетки. Содержание ДНК в ядрах отличается постоянством. В ядре любой клетки человека (кроме половых) содержится $6{,}6 \times 10^{-12}$ *г* ДНК, в ядрах половых клеток ДНК — ровно вдвое меньше, $3{,}3 \times 10^{-12}$ *г*.

Редупликация ДНК. Принцип комплементарности, лежащий в основе структуры ДНК, позволяет понять, как синтезируются новые молекулы ДНК незадолго перед ее делением. Этот синтез обусловлен замечательной способностью молекулы ДНК к удвоению и определяет передачу наследственных свойств от материнской клетки к дочерним.

Как происходит удвоение ДНК, показано на рисунке 51. Спиральная двутяжевая цепь ДНК начинает с одного конца раскручиваться, и на каждой цепи из находящихся в окружающей среде свободных нуклеотидов собирается новая цепь. Сборка новой цепи идет в точном соответствии с принципом комплементарности. Против каждого А встает Т, против Г — Ц и т. д. В результате вместо одной молекулы ДНК возникают две молекулы такого же точно нуклеотидного состава, как и первоначальная. Этот процесс называют *редупликацией,* т. е. удвоением. Одна цепь в каждой вновь образовавшейся молекуле ДНК происходит из первоначальной молекулы, а другая синтезируется вновь.

Синтез ДНК представляет собой ферментативный процесс. ДНК только задает порядок расположения нуклеотидов, а процесс редупликации осуществляет белок — фермент. Предполагают, что фермент как бы ползет вдоль длинной двутяжевой молекулы ДНК от одного конца до другого и позади себя оставляет раздвоенный «хвост» (рис. 51).

РНК. Существует несколько разных РНК. Они носят название в зависимости от выполняемой в клетке функции или от места их нахождения. Один вид РНК представлен *транспортными* РНК (т-РНК), так как они транспортируют аминокислоты к месту синтеза белка. Второй вид РНК — *информационные* (и-РНК): они переносят информацию о структуре белка, который должен синтезироваться. Третий вид РНК — *рибосомные* РНК (р-РНК): они содержатся в рибосомах.

Структура РНК очень сходна со структурой ДНК, однако есть и отличия. В структуре РНК нет двойной спирали, по своему строению она сходна с одной из цепей ДНК. РНК, как и ДНК, — полимер. Ее мономерами, так же как и у ДНК, служат

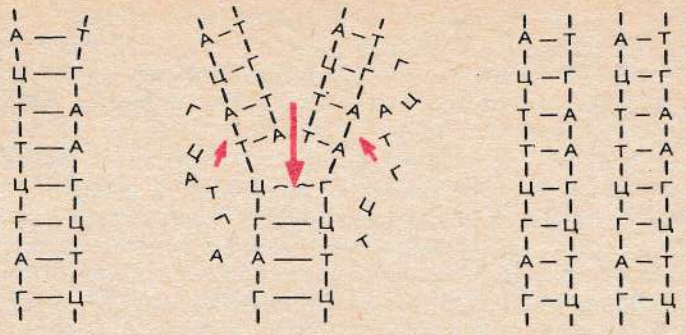


Рис. 51.
Схема редупликации ДНК.

нуклеотиды. Нуклеотиды РНК близки, хотя и не тождественны, нуклеотидам ДНК. Так же как и нуклеотиды ДНК, нуклеотиды РНК состоят из остатков азотистого основания, углевода и фосфорной кислоты. Азотистые основания в трех нуклеотидах РНК такие же, как у ДНК: аденин, гуанин и цитозин. В четвертом нуклеотиде вместо тимина присутствует очень близкий к нему по строению урацил, и нуклеотид называют уридиловым (У). Нуклеотиды РНК отличаются от нуклеотидов ДНК и по характеру углевода. В нуклеотидах ДНК углеводом является дезоксирибоза, а в РНК — рибоза. Характер соединения нуклеотидов при образовании цепей РНК такой же, как при образовании ДНК, нуклеотиды сцепляются друг с другом ковалентными связями между рибозой одного нуклеотида и фосфорной кислотой соседнего.

АТФ. Это сокращенное название аденозинтрифосфорной кислоты. АТФ содержится в каждой клетке животных и растений. Количество АТФ колеблется и в среднем составляет 0,04% (на сырую массу клетки). Наибольшее количество АТФ содержится в скелетных мышцах — 0,2—0,5%. По химической структуре АТФ является нуклеотидом, и, как у всякого нуклеотида, в ней имеются азотистое основание (аденин), углевод (рибоза) и фосфорная кислота. Однако в части, содержащей фосфорную кислоту, молекула АТФ имеет существенные отличия от обычных нуклеотидов. У нее в этой части сконденсированы три молекулы фосфорной кислоты (рис. 52). Это очень неустойчивая структура. Самопроизвольно и значительно быстрее под влиянием фермента в АТФ разрывается связь между Р и О и к освободившимся связям присоединяется одна или две молекулы воды, причем отщепляется одна или две молекулы фосфорной кислоты.

Если отщепляется одна молекула фосфорной кислоты, то АТФ переходит в АДФ, т. е. в аденозиндифосфорную кислоту. Если отщепляются две молекулы фосфорной кислоты, то АТФ переходит в АМФ, т. е. в аденозинмонофосфорную кислоту. Ре-

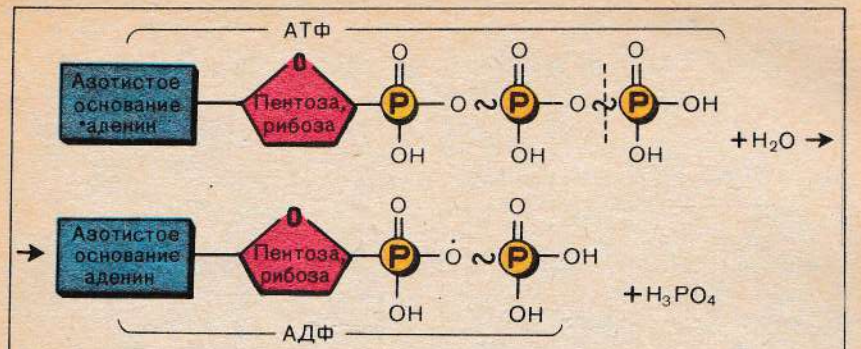


Рис. 52.
Схема строения АТФ и превращение ее в АДФ.

акция отщепления каждой молекулы фосфорной кислоты от АТФ сопровождается большим энергетическим эффектом, а именно отщепление одной грамм-молекулы фосфорной кислоты сопровождается освобождением почти 40 *кжд*. Это очень большая величина. Все другие экзотермические реакции клетки сопровождаются значительно меньшим выходом энергии. Самые эффективные из них дают не более 8—10 *кдж*. Чтобы подчеркнуть такую особенно высокую энергетическую эффективность фосфорнокислородной связи в АТФ, ее называют связью, *богатой энергией*, или *макроэргической связью* и наличие такой связи обозначают не черточкой, как обычно, а знаком ~. В АТФ имеются две макроэргические связи.

Значение АТФ в жизни клетки очень велико. Как мы увидим дальше, она играет центральную роль в клеточных превращениях энергии. АТФ в реакциях, как правило, теряет одну молекулу фосфорной кислоты и переходит при этом в АДФ. Из АДФ путем присоединения фосфорной кислоты снова синтезируется АТФ. Понятно, что эта реакция идет с поглощением энергии 40 *кдж/моль* (10 *ккал/моль*).

? **1. Какие два типа нуклеиновых кислот обнаружены в клетке? В каких частях клетки они содержатся? 2. В чем сущность принципа комплементарности? 3. Как осуществляется процесс редупликации ДНК перед делением клетки? 4. Фрагмент одной из цепей ДНК имеет следующий состав: Ц — А — Т — Г — Г — Ц — Т — А — Г. Укажите состав противолежащей цепи. 5. Каково значение АТФ для жизнедеятельности клетки?**

ГЛАВА VII.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ. ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ

34. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КЛЕТКИ

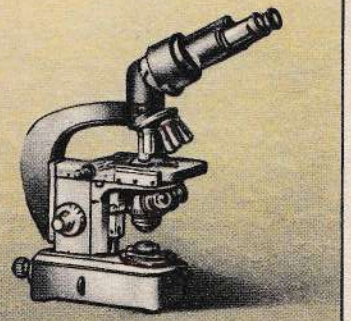
Современная цитология располагает многочисленными и сложными методами исследования, которые позволили установить тонкие детали строения и выявить функции самых разнообразных клеток и их структурных элементов. Исключительно большую роль в цитологических исследованиях продолжает играть световой микроскоп (рис. 53), представляющий сейчас сложный совершенный прибор, дающий увеличение около 3000 раз. В световом микроскопе основное значение имеет его разрешающая способность, т. е. то минимальное расстояние, на котором можно различать две точки. Пределом разрешающей способности светового микроскопа служит половина длины волны света, равная 0,3—0,4 *мкм*[1], что и соответствует увеличению несколько больше, чем 3000 раз. Но и столь большое увеличение далеко не достаточно для того, чтобы видеть тонкие детали строения клеток, даже если рассматривать срезы толщиной 5—10 *мкм*, окрашенные специальными красителями.

Совершенно новая эпоха в изучении строения клетки началась после изобретения электронного микроскопа (рис. 53), который дает увеличение в десятки и сотни тысяч раз. Вместо света в электронном микроскопе используют быстрый поток электронов, а стеклянные линзы светооптического микроскопа заменены в нем электромагнитными полями. Электроны, летящие с большой скоростью, сначала концентрируются на исследуемом объекте, а затем попадают на экран, подобный экрану телевизора, и на нем можно либо наблюдать увеличенное изображение объекта, либо его фотографировать. Электронный микроскоп был сконструирован в 1933 г., а особенно широко его стали применять для исследования биологических объектов в последние 15—20 лет.

В последнее время широко используют химические методы исследования клетки. Специальная отрасль химии — биохимия — располагает в наши дни многочисленными тонкими методами, позволяющими точно установить не только наличие, но и роль химических веществ в жизнедеятельности клетки и целого организма. Созданы сложные приборы, называемые центрифугами, которые развивают огромную скорость вращения (несколько десятков тысяч оборотов в минуту). С помощью таких центрифуг можно легко отделить структурные компоненты клетки друг от друга, так как они имеют разный удельный вес. Этот

[1] 0,001 *мм* = 1 микрометр (микрон) — *мкм*;
0,001 *мкм* = 1 миллимикрон — *ммкм*;
0,0001 *мкм* = 1 ангстрем (Å).

Рис. 53.



Современный световой микроскоп.

Электронный микроскоп.

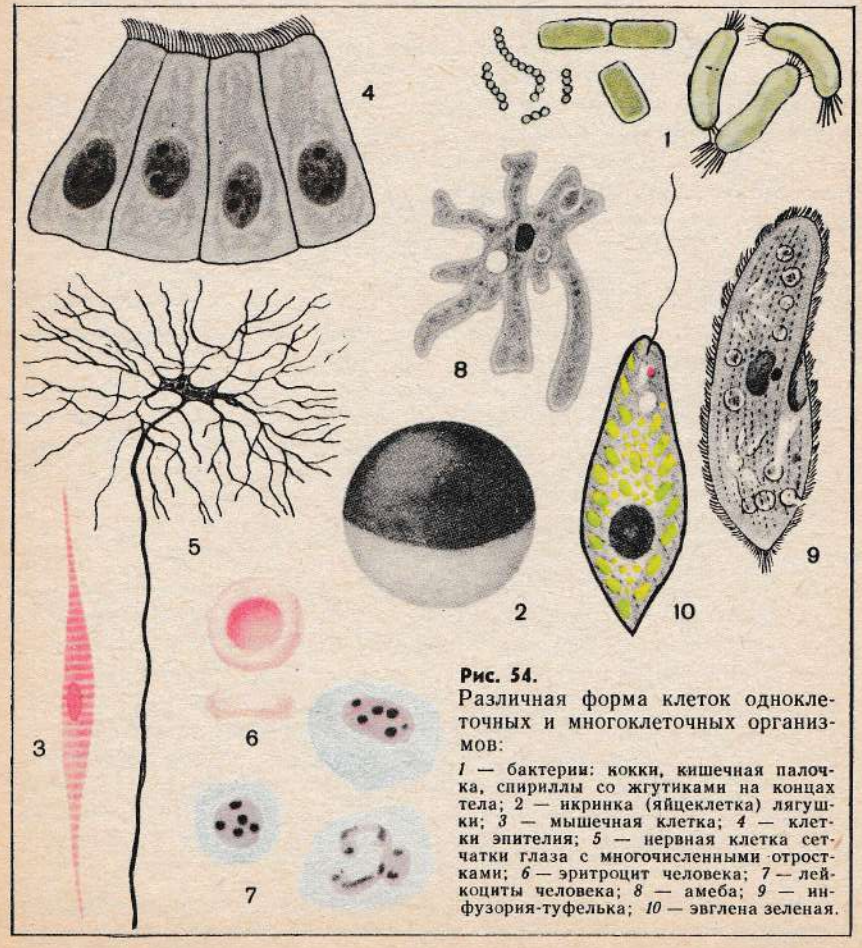


Рис. 54.
Различная форма клеток одноклеточных и многоклеточных организмов:

1 — бактерии: кокки, кишечная палочка, спириллы со жгутиками на концах тела; *2* — икринка (яйцеклетка) лягушки; *3* — мышечная клетка; *4* — клетки эпителия; *5* — нервная клетка сетчатки глаза с многочисленными отростками; *6* — эритроцит человека; *7* — лейкоциты человека; *8* — амеба; *9* — инфузория-туфелька; *10* — эвглена зеленая.

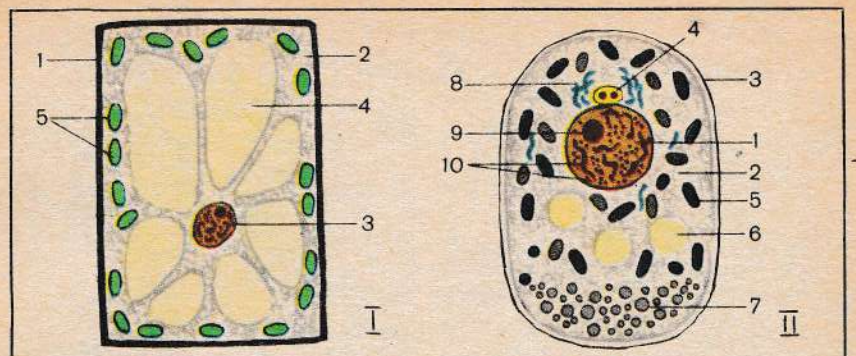


Рис. 55. Схемы строения клеток по данным светового микроскопа.

I — растительная клетка: *1* — оболочка; *2* — цитоплазма; *3* — ядро; *4* — вакуоля с вакуолярным соком; *5* — пластиды. *II* — животная клетка: *1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — наружная мембрана клетки; *4* — клеточный центр; *5* — митохондрия; *6* — вакуоля; *7* — включения; *8* — комплекс Гольджи *9* — ядрышко; *10* — хроматин

очень важный метод дает возможность изучать отдельно свойства каждой части клетки.

Изучение живой клетки, ее тончайших структур и функций — задача очень нелегкая, и только сочетание усилий и колоссальной работы цитологов, биохимиков, физиологов, генетиков и биофизиков позволило детально изучить ее структурные элементы и определить их роль.

Для исследования в электронном микроскопе клетки подвергают очень сложной обработке. Приготовляют тончайшие срезы клеток, толщиной 100—500Å. Только такие тонкие срезы проницаемы для электронов и пригодны для электронно-микроскопического исследования.

На рисунке 54 показаны разнообразные примеры одноклеточных организмов, а также зависимость формы и размеров клеток от тех функций, которые они выполняют в сложном многоклеточном организме, прошедшем длительный путь эволюции. На рисунке 55 рассмотрите схемы строения клеток.

Клетка любого организма состоит из двух важнейших, неразрывно связанных между собой частей: цитоплазмы и ядра, которые представляют элементарную целостную живую систему.

Но даже самого большого увеличения светового микроскопа оказалось недостаточно для того, чтобы увидеть и изучить тонкое строение органоидов цитоплазмы и детали строения ядра. Это удалось сделать только с помощью электронного микроскопа. На рисунке 56 дана схема строения клетки, созданная на основе электронно-микроскопического исследования. Изучение тонкого (а точнее, ультратонкого) строения клетки на основе этой схемы мы начнем с клеточной оболочки, основу которой составляет наружная клеточная мембрана.

? **1. Какие приборы используют сейчас для изучения строения и функций клеток? 2. Чем отличается растительная клетка от животной?**

35. НАРУЖНАЯ КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА

С помощью светового микроскопа можно видеть только довольно толстую оболочку растительных клеток, простейших, но не удается обнаружить оболочку у большинства клеток многоклеточных животных.

Строение. Электронно-микроскопические исследования позволили установить, что любая клетка растений и животных, бактерий и простейших имеет очень тонкий внешний покров, который называют *наружной мембраной клетки* (лат. «мембрана» — кожица, пленка, рис. 56).

Те оболочки, которые обычно видны в световой микроскоп, и в первую очередь толстые оболочки растительных клеток, состоящие у большинства растений из клетчатки, представляют собой лишь дополнительные образования на поверхности наружной мембраны.

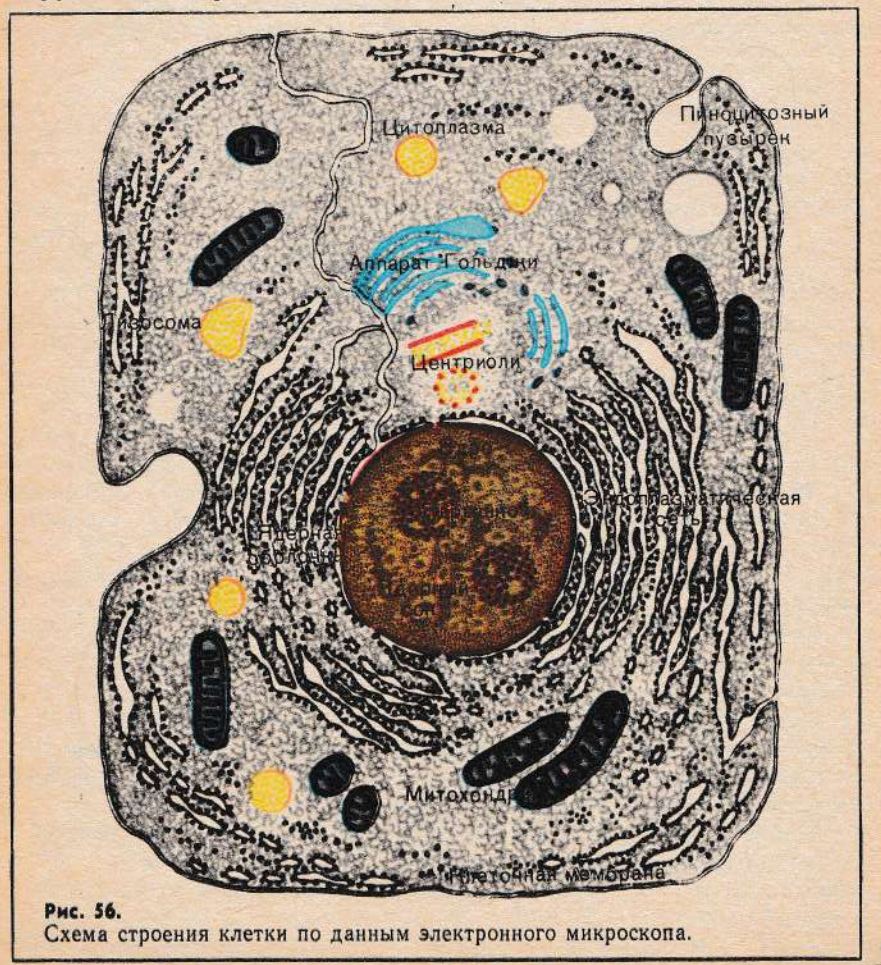


Рис. 56.
Схема строения клетки по данным электронного микроскопа.

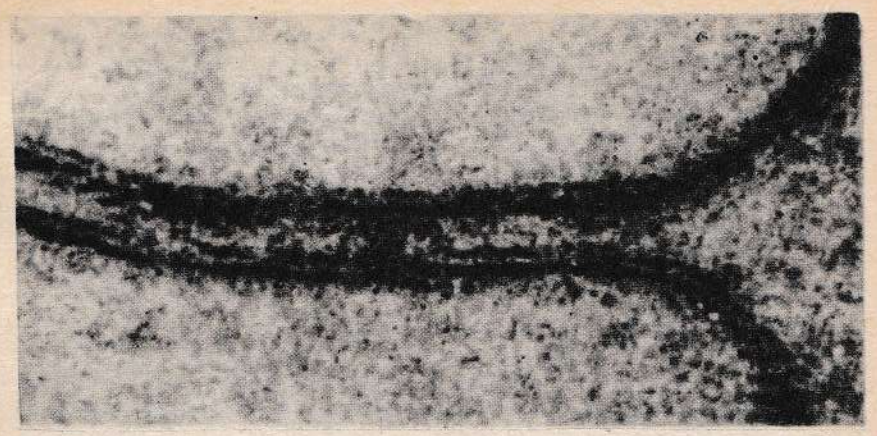


Рис. 57.
Электронно-микроскопическая фотография мембран двух клеток нервного волокна. Видно трехслойное строение каждой мембраны. Увел. 400 000.

Толщина наружной мембраны около 75—100Å, и, конечно, такая тонкая пленка не может быть видна под световым микроскопом. Но, несмотря на столь незначительную толщину, наружная мембрана состоит из трех слоев. На электронно-микроскопической фотографии (рис. 57) показаны мембраны двух соседних клеток, и в каждой из мембран видны три слоя — два темных, а между ними светлый. Наружный темный слой мембраны, граничащий с внешней средой, состоит из молекул белка. Внутренний темный слой клеток, обращенный к цитоплазме, также образован белковыми молекулами. Средний слой, кажущийся светлым на электронно-микроскопической фотографии, состоит из молекул жиров.

Наружная мембрана пронизана многочисленными мельчайшими отверстиями — порами, диаметр которых равен 8—10Å.

Функции. Внутренняя среда клетки отличается от внешней окружающей среды по вязкости, химическому составу, содержанию ионов и многим другим физическим и химическим свойствам. Наружная мембрана отграничивает внутреннюю среду от внешней и поддерживает эти различия на протяжении всей жизни клетки. Через поры этой мембраны внутрь клетки проникают ионы, вода и мелкие молекулы других веществ, например глюкозы.

Наружная мембрана регулирует проникновение ионов и молекул в клетку и выход их из нее во внешнюю среду. Такой обмен молекулами и ионами, т. е. различными веществами, между клеткой и внешней средой происходит постоянно.

Кроме ионов и мелких молекул, в клетку проникают довольно крупные частицы пищи, имеющие размеры в несколько микрон, а также крупные молекулы разнообразных органических веществ, например белков. Такие вещества не могут попасть в клетку через поры наружной мембраны, так как поры для них

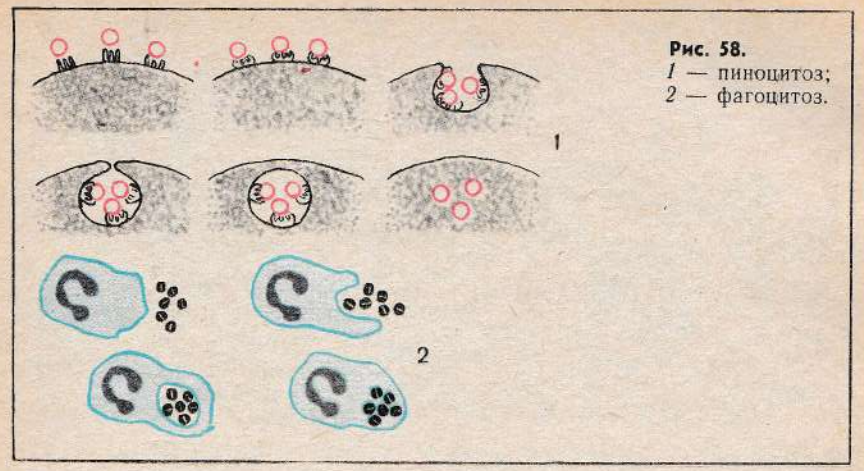


Рис. 58.
1 — пиноцитоз;
2 — фагоцитоз.

малы и проникновение их в клетку осуществляется путем *фагоцитоза* (греч. «фагос» — пожирать, «цитос» — клетка).

На схеме (рис. 58) видно, что при фагоцитозе, т. е. проникновении твердых частичек внутрь клетки, активное участие принимает наружная мембрана. Вначале частички прикасаются к мембране, и в этом месте на ней образуется небольшое углубление, которое постепенно увеличивается, становится глубже, и частички, попавшие в него, погружаются внутрь клетки. Путем фагоцитоза питаются амебы и многие другие простейшие. У многоклеточных животных и человека к фагоцитозу способны только немногие клетки, например лейкоциты (белые кровяные тельца). Эти клетки поглощают бактерии, а также разнообразные твердые частички, случайно попавшие в организм, защищая его таким путем от болезнетворных микроорганизмов и посторонних частиц.

Через наружную мембрану в клетку проникают и капли жидкости, содержащие в растворенном и взвешенном состоянии разнообразные вещества. Поглощение жидкости в виде мелких капель напоминает питье, и это явление было названо *пиноцитозом* (греч. «пино» — пью, «цитос» — клетка). Процесс поглощения жидкости сходен с фагоцитозом. На рисунке 58 видно, что вначале капля жидкости сближается с наружной мембраной, которая в этом месте образует многочисленные мелкие складочки. Затем капля начинает погружаться внутрь клетки и оказывается в углублении, образованном наружной мембраной. Постепенно она погружается в цитоплазму, полностью отделяется от поверхности и органические вещества, попавшие в клетку вместе с водой, начинают перевариваться под влиянием ферментов, содержащихся в особых органоидах. То же самое происходит и с веществами, попавшими в клетку путем фагоцитоза.

Пиноцитоз — еще одна важная функция наружной мембраны, присущая клеткам всех животных и растений.

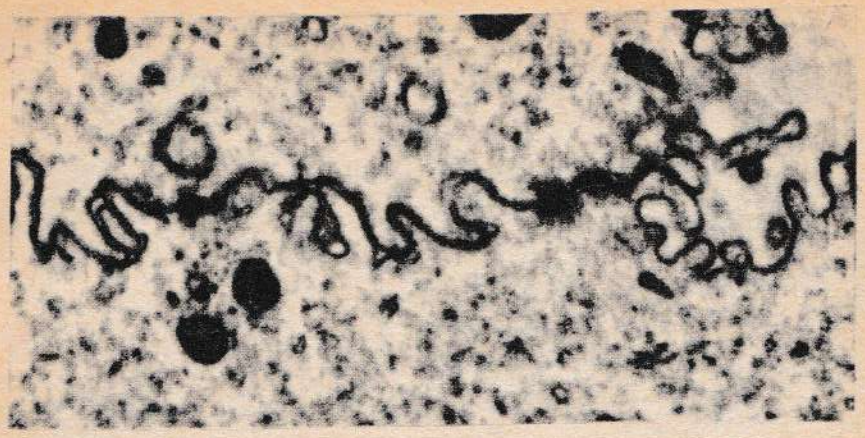


Рис. 59.
Электронно-микроскопическая фотография мембран двух соседних клеток. Хорошо видны складки и выросты наружной мембраны, увеличивающие прочность соединения клеток. Увел. 30 000.

Через наружную мембрану из клетки выводятся ионы, разнообразные продукты обмена, а также вещества, синтезированные в клетке. К числу их относятся так называемые секреты, которые вырабатываются в клетках различных желез (например, пищеварительные соки, слюна и др.) и выводятся из клеток в виде мелких капель. *Через наружную мембрану из клетки выводятся и другие продукты ее жизнедеятельности.*

Клетки, образующие разнообразные ткани многоклеточных организмов (эпителиальная, мышечная и др.), прочно соединяются друг с другом за счет наружной мембраны. В местах соединения двух клеток мембрана каждой из них образует складки или выросты, которые придают соединениям особую прочность (рис. 59). На мембранах мышечных клеток, в местах их соединения образуются утолщения, которые обеспечивают прочное соединение клеток между собой.

Большинство клеток многоклеточных животных имеют только одну наружную мембрану, которая представляет их единственный внешний покров. Но есть клетки, у которых внешняя оболочка состоит из нескольких прилегающих друг к другу мембран (инфузории, отростки нервных клеток и др.).

У растительных клеток оболочка состоит из клетчатки, пектина, или хитина. Она располагается над наружной мембраной, образуется за счет активной ее деятельности и представляет собой прочный внешний покров растительных клеток, хорошо видимый с помощью светового микроскопа.

Наружная мембрана, а также клеточные оболочки играют большую роль в защите клеток от повреждений и других неблагоприятных влияний внешней среды. После небольших повреждений наружная мембрана легко восстанавливает свою целостность. Повреждения, захватывающие большие участки мембраны, не восстанавливаются, и после них клетка погибает.

? 1. Расскажите о форме, размерах клеток разных органов и тканей, о связи формы с функциями клеток, воспользовавшись рисунком 54. 2. Сравните строение растительных и животных клеток. 3. Каковы строение и основные функции наружной мембраны клетки?

36. ЦИТОПЛАЗМА. ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ И РИБОСОМЫ

Цитоплазма. Отграниченная от внешней среды наружной мембраной, цитоплазма представляет внутреннюю полужидкую среду клетки, в которой располагается ядро, а также все органоиды, включения и вакуоли. В цитоплазме содержится большое количество воды с растворенными солями и разнообразные органические вещества, среди которых преобладают белки.

С помощью светового микроскопа в цитоплазме, заполняющей промежутки между органоидами, не удается рассмотреть каких-либо структурных элементов, и она кажется однородной. На схеме, сделанной с электронно-микроскопической фотографии (рис. 56), основная масса цитоплазмы имеет мелкозернистое строение, и в ней находятся многочисленные очень тонкие нити.

Цитоплазма объединяет в одно целое ядро и все органоиды, обеспечивает их взаимодействие.

Эндоплазматическая сеть. Эндоплазматическая сеть обнаружена в цитоплазме всех клеток животных и растений, у всех одноклеточных организмов, т. е. она представляет обязательный органоид каждой клетки. Этот органоид клетки обладает исключительно малыми размерами и поэтому эндоплазматическая сеть была открыта при электронно-микроскопическом исследовании клеток не более 20 лет назад.

Строение. Эндоплазматическая сеть представляет сложную систему каналов и полостей размером до 500Å и более. Каналы и полости соединяются между собой и образуют ветвистую сеть, которая пронизывает всю цитоплазму клетки, как это показано на рисунке 60. Полости и каналы эндоплазматической сети отграничены от цитоплазмы мембранами. Толщина мембран около 75Å.

Эндоплазматическая сеть бывает двух типов — шероховатая, или гранулярная, и гладкая. На мембранах каналов и полостей гранулярной сети располагается множество мелких округлых телец — рибосом (рис. 61), которые придают мембранам шероховатый вид. Мембраны гладкой эндоплазматической сети не несут рибосом на своей поверхности.

Функции. Эндоплазматическая сеть имеет много разнообразных функций. Основная функция гранулярной эндоплазматической сети — участие в синтезе белка. Поэтому она особенно сильно развита в тех клетках, где синтезируется много белка (клетки различных желез), и слабо развита в клетках, синтезирующих небольшое количество белка (клетки лимфатических узлов, селезенки и др.).

На мембранах гладкой эндоплазматической сети происходит синтез жиров и углеводов. Все эти продукты синтеза накапливаются в каналах и полостях, а затем транспортируются к различным органоидам клетки, где они потребляются или накапливаются в цитоплазме в качестве клеточных включений.

Следовательно, эндоплазматическая сеть — это клеточный органоид, который принимает активное участие в синтезе белков, углеводов и жиров, а также осуществляет транспорт этих веществ в различные участки клетки.

Рибосомы. Рибосомы были открыты с помощью электронного микроскопа и обнаружены в клетках всех организмов, начиная от бактерий и кончая млекопитающими.

Строение. Рибосомы представляют тельца или гранулы округлой формы, диаметр которых равен 150—200Å. Каждая рибосома состоит из двух мелких частиц, как это показано на рисунке 86 (см. стр. 181).

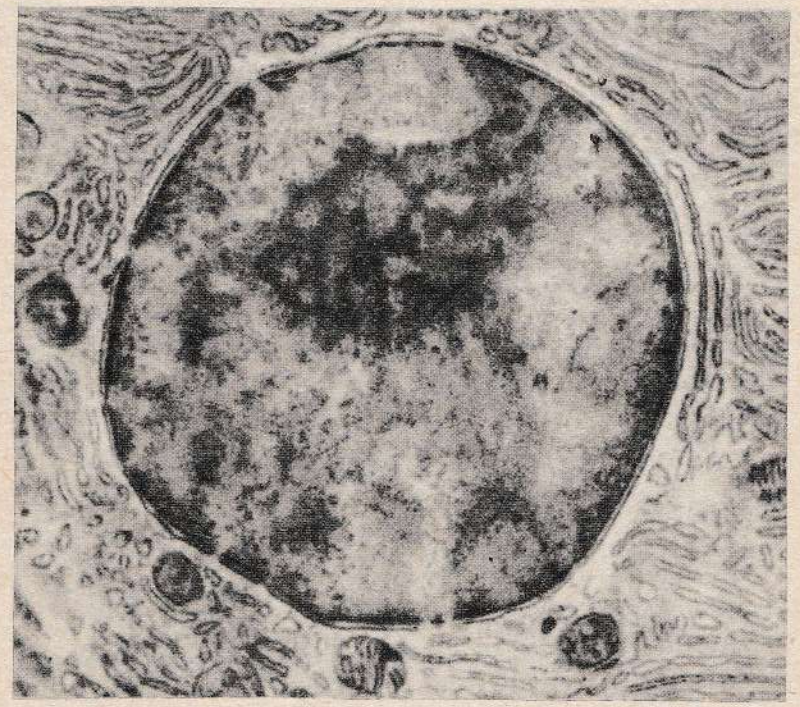


Рис. 60.
Электронно-микроскопическая фотография ядра и участка эндоплазматической сети, расположенной в цитоплазме. Видны каналы и более крупные полости цитоплазматической сети, овальные митохондрии. Видны также ядерная оболочка с порами, ядерная плазма и ядрышко. Увел. 20 000.

В одной клетке содержится много тысяч рибосом, причем большинство их располагается на мембранах гранулярной эндоплазматической сети. Часть рибосом свободно лежит в цитоплазме и они также видны на рисунке 61.

В состав рибосом входят белки и РНК.

Функции. Функция рибосом — это *синтез белка*. На рибосомах синтезируются все белки, которые содержатся в клетках, а следовательно, и в организме. На рибосомах происходит сборка белковых молекул из аминокислот, имеющихся в цитоплазме каждой клетки. Основная масса белков синтезируется на рибосомах, располагающихся на мембранах гранулярной эндоплазматической сети.

Синтез белка — это сложный процесс, который осуществляется не одной рибосомой, а целой группой, включающей до нескольких десятков рибосом. Такую группу рибосом называют *полирибосомой*.

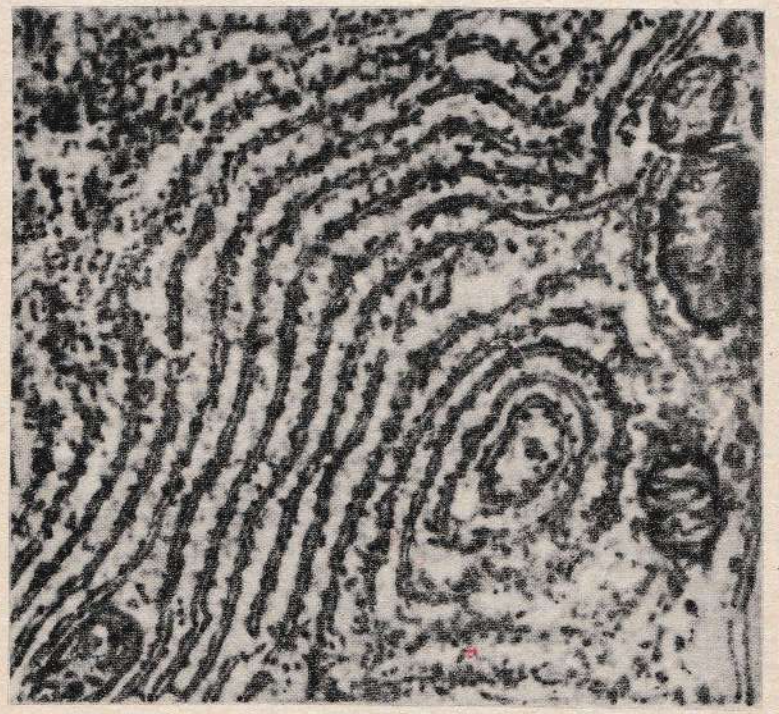


Рис. 61.
Электронно-микроскопическая фотография. Гранулярная эндоплазматическая сеть с рибосомами (округлые темные тельца) на поверхности ее мембран. Увел. 70 000.

Синтезированные белки сначала накапливаются в каналах и полостях гранулярной эндоплазматической сети, а затем транспортируются к органоидам и участкам клетки, где они потребляются. Эндоплазматическая сеть и рибосомы, а точнее полирибосомы, расположенные на ее мембранах, представляют единый аппарат биосинтеза и транспортировки белков.

Но биосинтез белка, синтез углеводов, липидов, нуклеиновых кислот, т. е. ДНК и РНК, а также проявление всех остальных видов жизнедеятельности клетки связаны с потреблением энергии. Эта энергия вырабатывается в самой клетке, в органоидах, которые называют *митохондриями.*

? **1. Какова роль цитоплазмы? 2. Каковы строение и функции эндоплазматической сети, рибосом?**

37. МИТОХОНДРИИ И ПЛАСТИДЫ

Митохондрии. В цитоплазме большинства клеток животных и растений содержатся мелкие тельца размером от 0,2 до 7 *мкм,* разнообразные по форме — округлые, овальные, палочковидные, нитевидные (рис. 62, 63). Эти тельца и есть митохондрии (греч. «митос» — нить, «хондрион» — зерно, гранула). Количество митохондрий в разных клетках неодинаково и может быть однадве в очень мелких клетках некоторых простейших и до нескольких десятков и сотен тысяч. Например, в одной клетке печени млекопитающих содержится около 2500 митохондрий.

Наблюдения над живыми клетками показывают, что митохондрии легко меняют форму и размеры, а также перемещаются в цитоплазме. Наибольшее число митохондрий сосредоточено в местах особенно активной жизнедеятельности клетки.

Строение. Митохондрии хорошо видны в световой микроскоп, с помощью которого можно рассмотреть их форму, расположение в клетке, сосчитать их количество. Но увеличения светового микроскопа недостаточно для того, чтобы видеть внутреннее строение митохондрий, которое было подробно изучено только под электронным микроскопом. При увеличении около 200 000 раз было обнаружено, что внешний покров каждой митохондрии состоит из двух мембран — наружной и внутренней (рис. 62 и 63).

Рис. 62.

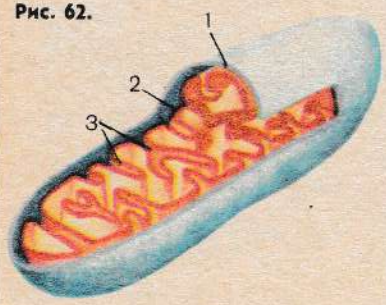


Схема строения митохондрии по данным электронного микроскопа: *1* — наружная мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — складки внутренней мембраны (кристы).

В состав каждой мембраны митохондрии входят три слоя: два слоя белковых молекул и один слой (средний) образован молекулами жиров.

Наружная мембрана гладкая, она не образует никаких складок и выростов. Внутренняя мембрана, напротив, образует многочисленные складки, которые направлены во внутреннюю полость митохондрии (рис. 63). Складки внутренней мембраны называют кристами (лат. «криста» — гребень, вырост). У большинства митохондрий они располагаются в поперечном направлении и некоторые из них ветвятся. Число крист неодинаково в митохондриях разных клеток: их может быть от нескольких десятков до нескольких сотен, причем особенно много их в митохондриях активно функционирующих клеток.

Внутренняя полость митохондрии заполнена полужидким веществом. В ней находятся рибосомы и нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК).

Функции. На поверхности наружной и внутренней мембран митохондрий, особенно на поверхности крист, а также во внутренней полости располагается большое количество разнообразных ферментов, с которыми связана деятельность этих органоидов. К числу ферментов относятся прежде всего те, с помощью которых осуществляется дыхание клеток, а дыхание — это одна из важнейших функций митохондрий, так как именно дыхание поставляет энергию, необходимую для синтеза важнейшего в деятельности клетки вещества — АТФ.

АТФ синтезируется в митохондриях клеток всех организмов и представляет собой универсальный источник энергии, необходимой для осуществления процессов жизнедеятельности клетки и целого организма. *Синтез АТФ представляет основную функцию митохондрий,* благодаря которой их называют силовыми станциями клетки. АТФ, синтезированная в митохондриях, свободно выходит в цитоплазму и дальше направляется к ядру и органоидам клетки, где используется заключенная в ней энергия.

Кроме АТФ, в митохондриях *происходит синтез небольшого количества белков,* которые входят в состав этих органоидов.

Рис. 63. Электронно-микроскопическая фотография митохондрии. Видны наружная и внутренняя мембраны и кристы. Увел. 40 000.

К числу функций митохондрий следует отнести и синтез того небольшого количества ДНК и РНК, которое они содержат.

Новые митохондрии образуются путем деления старых, уже имеющихся в клетке митохондрий.

Пластиды. В цитоплазме клеток всех растений, за исключением грибов и некоторых водорослей, находятся пластиды. Эти органоиды свойственны клеткам растений, в клетках животных они отсутствуют. Различают три основных типа пластид: 1) зеленые — хлоропласты; 2) красные, оранжевые и желтые — хромопласты, 3) бесцветные — лейкопласты.

Хлоропласты — это наиболее широко распространенные пластиды, которым принадлежит особенно важная роль в живой природе. Зеленый цвет хлоропластов зависит от особого, находящегося в них зеленого пигмента — хлорофилла. Находятся хлоропласты в клетках листьев и других зеленых органах растений. Именно благодаря хлорофиллу зеленые растения способны использовать световую энергию Солнца и за счет солнечной энергии синтезировать органические вещества из неорганических. Процесс созидания органических веществ, т. е. углеводов, из неорганических носит название фотосинтеза.

Хлоропласты имеют чаще всего овальную форму, размером 4—6 *мкм*. У высших растений в одной клетке обычно бывает 40—60 хлоропластов.

Тонкое строение хлоропластов было изучено с помощью электронного микроскопа. При увеличении около 40 000 раз хорошо видно, что хлоропласт отграничен от цитоплазмы двумя мембранами — наружной и внутренней (рис. 64). Каждая из этих мембран имеет такое же трехслойное строение, как и наружная мембрана клетки. Внутри хлоропласт заполнен полужидким веществом, в котором располагаются особые, свойственные только хлоропластам структуры — *граны*. Граны имеют цилиндрическую форму и состоят из наложенных друг на друга плоских мешочков, образованных мембранами. Как показано на рисунке 64, эти плоские мешочки наложены друг на друга наподобие столбика монет; в составе одной граны может быть до 50 таких мешочков. В поперечном сечении граны выглядят округлыми. Диаметр одной граны примерно 1 *мкм*. В одном хлоропласте содержится несколько десятков гран. Все граны хлоропласта связаны между собой мембранами.

Хлорофилл сосредоточен только в гранах. В других частях хлоропласта и в мембранах, связывающих граны, хлорофилла нет. Именно в гранах происходит процесс фотосинтеза. Углеводы (глюкоза), которые образуются в гране, скапливаются сначала внутри хлоропласта, в пространствах между гранами, а затем выводятся в цитоплазму клетки, откуда они поступают в другие части растения и там претерпевают дальнейшее превращение в углеводы более сложного состава (например, крахмал).

Во внутренней полости хлоропласта, в промежутках между гранами, обнаружены рибосомы и нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК. Рибосомы хлоропластов осуществляют синтез белка.

С ДНК хлоропластов связана передача по наследству некоторых признаков растений. Например, пестрый рисунок листьев бегонии передается по наследству именно через хлоропласты.

Хромопласты находятся в цитоплазме клеток разнообразных частей растений: в цветках, плодах, стеблях, листьях. Форма хромопластов разнообразна, и часто они имеют вид многогранных кристаллов или тонких иголочек, достигающих в длину 5—6 *мкм*.

От хромопластов зависит окраска венчиков цветов, разнообразных плодов, осенних листьев в разные оттенки желтого, оранжевого и красного цвета.

Лейкопласты бесцветны (рис. 65). Они содержатся в цитоплазме неокрашенных частей растений, например в стеблях, корнях, клубнях, форма лейкопластов разнообразна. Часто они округлые или имеют форму палочек длиной до 5—6 *мкм*. Примером широко распространенных лейкопластов могут служить

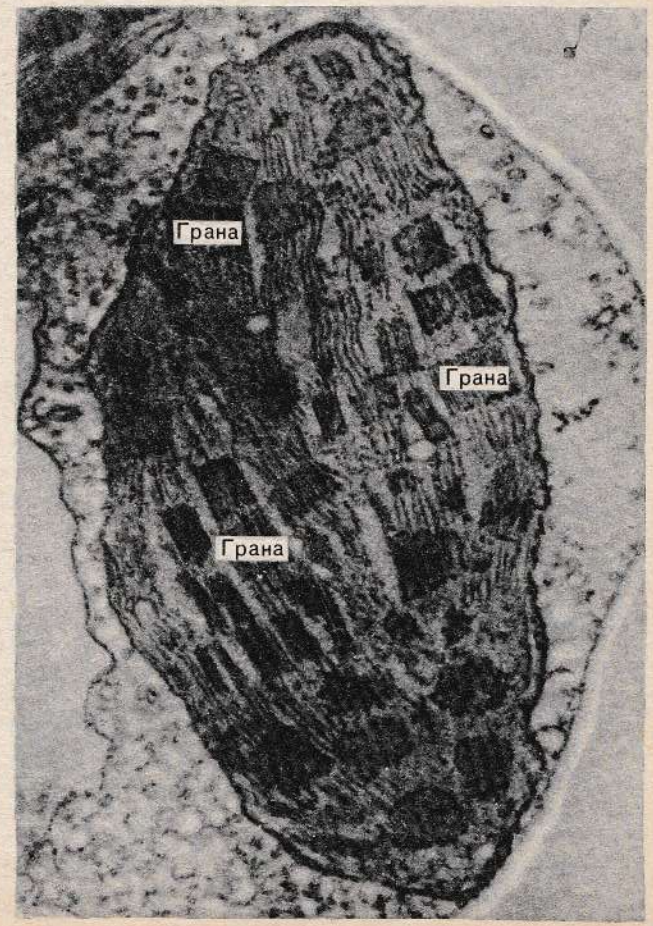


Рис. 64. Электронно-микроскопическая фотография хлоропласта. Увел. 40 000.

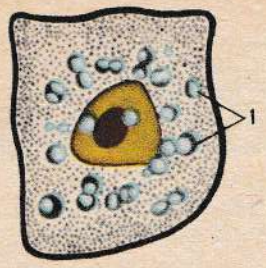


Рис. 65.
Лейкопласты (1)
в клетке корня гороха.

лейкопласты клубней картофеля, в которых накапливаются зерна крахмала.

Хлоропласты, хромопласты и лейкопласты способны к взаимному переходу. Так, при созревании плодов или изменении окраски листьев осенью хлоропласты превращаются в хромопласты, а лейкопласты могут превращаться в хлоропласты, например при позеленении клубней картофеля.

Пластиды размножаются путем деления и распределяются примерно поровну между двумя дочерними клетками.

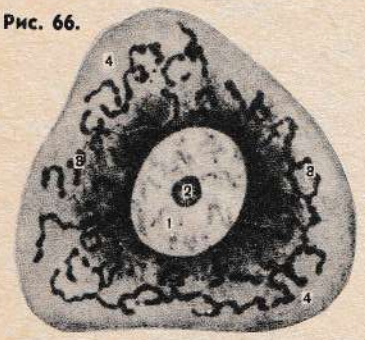
? **1. Сравните функции митохондрий и пластид. 2. Какие типы пластид имеются в растительной клетке? 3. Объясните, при каких условиях хлоропласты превращаются в хромопласты, лейкопласты и хлоропласты.**

38. КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖИ И ЛИЗОСОМЫ

Комплекс Гольджи — органоид клетки, названный так по имени итальянского ученого К. Гольджи, который впервые увидел его в цитоплазме нервных клеток (1898) и обозначил как сетчатый аппарат. Сейчас комплекс Гольджи обнаружен во всех клетках растительных и животных организмов. Форма и размеры его различны.

Строение. Во многих клетках, например в нервных, комплекс Гольджи имеет форму сложной сети, расположенной вокруг ядра (рис. 66). В клетках растений простейших комплекс Гольджи представлен отдельными тельцами серповидной или палочковидной формы. Электронно - микроскопическое строение этого органоида одинаково в клетках растительных и животных организмов, несмотря на разнообразие его формы. В комплекс Гольджи входят три основных структурных компонента: 1) полости, ограниченные мембранами и расположенные группами (по 5—8); 2) сложная система трубочек, отходящих от полостей;

Рис. 66.



Комплекс Гольджи в неровной клетке:
1 — ядро; *2* — ядрышко; *3* — комплекс Гольджи; *4* — цитоплазма.

Рис. 67.

Схема строения комплекса Гольджи по данным электронного микроскопа:
1 — плоские мешочки; *2* — трубочки; *3* — пузырьки.

3) крупные и мелкие пузырьки, расположенные на концах трубочек (рис. 67). Все эти элементы составляют единый комплекс и ограничены мембранами.

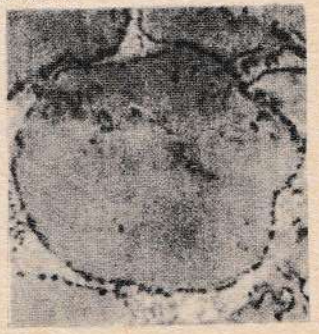
Функции. Комплекс Гольджи выполняет много важных биологических функций. К нему транспортируются по каналам эндоплазматической сети продукты синтетической деятельности клетки — белки, углеводы и жиры. Все эти вещества сначала накапливаются в элементах комплекса Гольджи, затем превращаются в крупные и мелкие пузырьки, расположенные на концах трубочек. Пузырьки отрываются от трубочек, поступают в цитоплазму, и содержимое их либо используется в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности, либо выводится из клетки во внешнюю среду.

Лизосомы. Лизосомы (греч. «лизео» — растворяю, «сома» — тело) представляют собой небольшие округлые тельца (рис. 68) диаметром примерно 1 *мкм*. От цитоплазмы каждая лизосома отграничена плотной мембраной.

Как видно на электронно-микроскопической фотографии (рис. 68), внутри лизосомы находится однородное вещество, которое представляет комплекс ферментов (свыше 40), способных расщеплять белки, жиры, углеводы.

В одной клетке сосредоточено несколько десятков лизосом, которые участвуют в переваривании всей пищи, попадающей в клетку путем фагоцитоза и пиноцитоза. Это основная функция лизосом. Об-

Рис. 68.



Электронно-микроскопическая фотография лизосомы. Увел. 63 000.

ладая способностью к активному перевариванию пищевых веществ, лизосомы участвуют в удалении отмирающих в процессе жизнедеятельности частей клеток, целых клеток и даже органов. Например, исчезновение хвоста у головастика лягушек происходит под действием ферментов лизосом.

Образование новых лизосом происходит в клетке постоянно. Ферменты, содержащиеся в лизосомах, как и всякие другие белки, синтезируются на рибосомах цитоплазмы. Затем эти ферменты поступают по каналам эндоплазматической сети к комплексу Гольджи, в полостях и трубочках которого формируются лизосомы в виде округлых телец, покрытых мембраной. В таком виде лизосомы отделяются от концов трубочек и поступают в цитоплазму.

Лизосомы обнаружены во всех клетках животных и растений.

? **1. Каковы функции лизосомы? 2. Какие функции выполняет комплекс Гольджи?**

39. КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР. ОРГАНОИДЫ ДВИЖЕНИЯ И КЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Клеточный центр. В клетках животных и некоторых растений вблизи ядра находится органоид, который называют клеточным центром. Основную часть клеточного центра составляют два очень маленьких тельца — центриоли, расположенные в небольшом участке уплотненной цитоплазмы (рис. 69).

При увеличении электронного микроскопа около 100 000 раз видно, что каждая центриоль имеет форму цилиндра длиной до 1 *мкм*. Стенка этого цилиндра состоит из мельчайших продольных трубочек (рис. 69). В середине цилиндра находится полость, заполненная однородным веществом.

В клетке имеются две центриоли. Обычно они располагаются перпендикулярно друг другу. Центриоли играют важную роль при делении клетки.

Органоиды движения клеток. К ним прежде всего относятся реснички и жгутики — миниатюрные в виде волосков выросты клетки, приспособленные к передвижению в жидкой среде. Длина ресничек не превышает 10—15 *мкм*, жгутики могут быть длиннее. Реснички и жгутики широко распространены как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов.

Среди простейших с помощью жгутиков передвигаются многочисленные жгутиконосцы (эвглена). У многоклеточных животных с помощью жгутиков передвигаются сперматозоиды. Число жгутиков у одной клетки обычно невелико, от одного до нескольких десятков.

На поверхности инфузории-туфельки находятся сотни, тысячи ресничек, с помощью которых они быстро передвигаются в воде. Тысячи ресничек покрывают клетки воздухоносных путей дыхательной системы позвоночных животных и человека. Эти реснички движутся в одном направлении и создают ток жидкости, с которым из организма удаляются твердые частички, например пылинки.

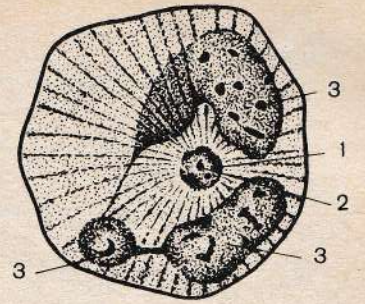


Рис. 69.
Клеточный центр:
1, 2 — центриоли; *3* — ядро.

С помощью электронного микроскопа было установлено, что по своему тонкому строению реснички и жгутики одинаковы. По всей длине в стенке их проходят мельчайшие трубочки, расположенные группами (рис. 70).

У всех организмов, животных и растительных, строение ресничек и жгутиков одинаково, что служит одним из доказательств единства происхождения органического мира.

Все многочисленные животные и человек движутся с помощью мышечных сокращений. Основными сократительными органоидами мышечного волокна служат миофибриллы, т. е. тонкие нити диаметром примерно 1 *мкм*, длиной до 1 *см* и больше. Миофибриллы расположены по длине мышечного волокна.

Есть целый ряд клеток животных, не обладающих специальными органоидами движения и передвигающихся с помощью псевдоподий. К ним относятся амебы среди простейших, лейкоциты и крупные клетки во внутренних органах позвоночных животных.

Способ передвижения с помощью псевдоподий получил название амебоидного движения. В основе его лежит также сокращение особого сократительного белка.

Огромное большинство растений неподвижно, т. е. не способно к перемещению в пространстве. Движения растений прояв-

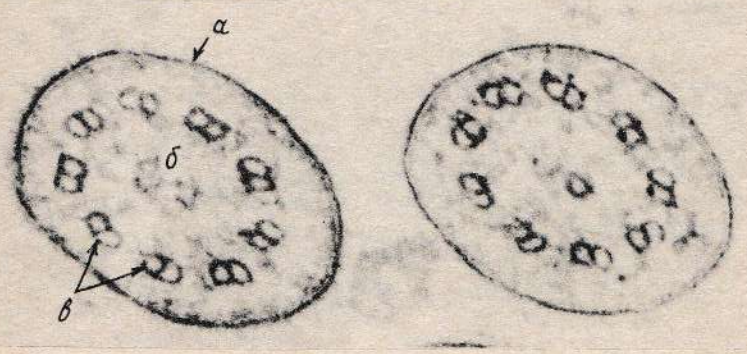


Рис. 70.
Электронно-микроскопическая фотография поперечного среза реснички:
а — мембрана; *б, в* — мельчайшие трубочки.

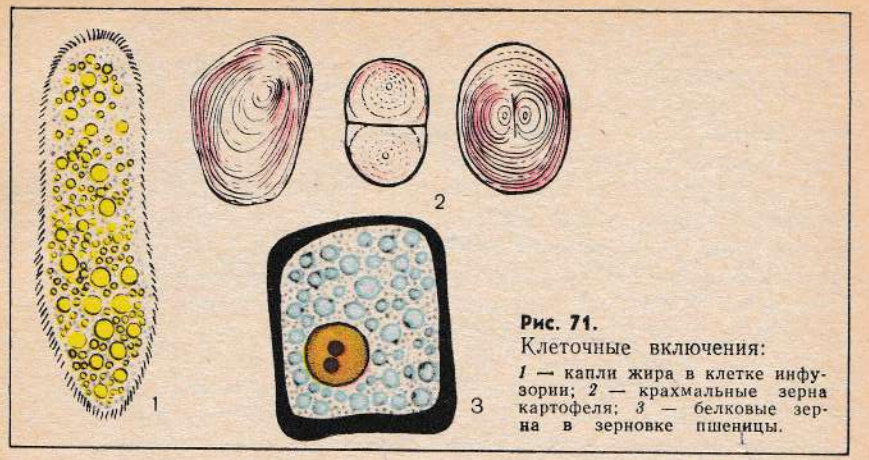


Рис. 71.
Клеточные включения:
1 — капли жира в клетке инфузории; *2* — крахмальные зерна картофеля; *3* — белковые зерна в зерновке пшеницы.

ляются в их росте, в движениях листьев и в течениях цитоплазмы клеток. В клетках растений цитоплазма движется быстро и с ней перемещаются органоиды клетки.

Клеточные включения. К клеточным включениям относятся углеводы, жиры и белки. Все эти вещества накапливаются в цитоплазме клетки в виде капель и зерен различной величины и формы (рис. 71).

В отличие от органоидов клеточные включения принадлежат к числу непостоянных клеточных структур. Они периодически синтезируются в клетке и расходуются в процессе ее жизнедеятельности.

Жиры в клетках накапливаются в форме капель (рис. 71). Особенно много их в жировых клетках соединительной ткани животных, в семенах растений. Жир в клетках как запасное вещество используется в процессах обмена веществ.

Из *углеводов* в клетках накапливаются полисахариды. Они имеют форму зерен. В клетках животных накапливается гликоген, в клетках растений чаще всего откладывается крахмал (рис. 71). Особенно много его в клетках клубней картофеля.

Углеводы используются как основное вещество в процессе энергетического обмена клетки и организма.

Белковые включения накапливаются в цитоплазме в форме зерен (рис. 71). Много белковых включений в яйцеклетках животных, например рыб, амфибий, рептилий и птиц (рис. 90). В цитоплазме яйцеклетки эти включения накапливаются в форме желтка, который служит основным питательным материалом для развивающегося зародыша. Белковых включений много и в клетках растений, особенно в семенах, где они используются в качестве питательного материала при прорастании зародыша.

В некоторых клетках животных, например у амеб среди простейших, но особенно у растений клеточные включения бывают

в форме кристаллов. У растений наиболее часто образуются многогранные кристаллы щавелевокислого кальция, которые представляют продукты обмена веществ, но могут использоваться в процессе роста, при цветении и созревании плодов.

? **1. Какие клеточные включения участвуют в энергетическом обмене клетки? 2. Составьте таблицу органоидов клеток растений и животных, сравните их.**

40. ЯДРО

Каждая клетка одноклеточных и многоклеточных животных и растений содержит ядро. В большинстве клеток имеется одно ядро, и такие клетки называют одноядерными. Но существуют также клетки с двумя, тремя, с несколькими десятками и даже сотнями ядер. Это — многоядерные клетки, встречаются они, например, у простейших, а также в печени, костном мозге, в мышцах и соединительной ткани позвоночных животных.

Размеры и форма ядра зависят от размеров и формы клетки: в овальных и округлых клетках ядро также округлое, а в клетках, вытянутых в длину, ядро удлиненное (рис. 54).

Жизненный цикл клетки (или клеточный цикл) включает два периода: 1) деление, в результате которого образуются две дочерние клетки; 2) период между двумя делениями, который носит название интерфазы. При делении и в период интерфазы ядро претерпевает очень сложные изменения, от которых зависит его структура.

Строение и функции ядра в период интерфазы. В ядре неделящейся клетки различают: 1) ядерную оболочку, 2) ядерный сок, 3) ядрышко, 4) хроматин (греч. «хрома» — краска).

Ядерная оболочка отделяет ядро от цитоплазмы, и в световой микроскоп она видна как очень тонкий контур (рис. 55). При увеличении электронного микроскопа в 40 000—50 000 раз хорошо видно, что ядерная оболочка состоит из двух мембран — наружной и внутренней, а между ними находится узкое пространство, заполненное полужидким веществом (рис. 56). Наружная и внутренняя мембраны ядерной оболочки имеют трехслойное строение и по этому признаку сходны как с наружной мембраной, так и с мембранами других органоидов клетки. В ядерной оболочке находится множество мельчайших пор, через которые из ядра в цитоплазму и обратно поступают белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты, вода и разнообразные ионы, т. е. осуществляется непрерывный обмен веществ между ядром и цитоплазмой.

Ядерная оболочка — обязательная структура ядер клеток всех организмов за исключением бактерий и сине-зеленых водорослей. У этих организмов ядро не отделено от цитоплазмы и ДНК располагается прямо в цитоплазме, занимая центральную ее часть.

Ядерный сок представляет полужидкое вещество, которое находится под ядерной оболочкой и заполняет всю полость ядра (рис. 60). В ядерном соке находятся ядрышки и хромосомы, в него поступают разнообразные вещества из цитоплазмы и концентрируются все вещества, выходящие из ядра в цитоплазму. В световом и электронном микроскопах ядерный сок выглядит как прозрачная и однородная масса. В составе ядерного сока преобладают белки, нуклеиновые кислоты и углеводы.

Ядрышко — плотное округлое тельце, размеры которого могут изменяться в широких пределах, от 1—2 до 10 *мкм* и больше (рис. 54, 56, 66). Количество ядрышек также меняется в разные периоды жизнедеятельности клетки и организма от 1 до 10 и более.

В состав ядрышка входят РНК и белок. В ядрышке происходит синтез РНК.

Ядрышки формируются и видны только в неделящихся клетках, а во время их деления разрушаются.

Хроматин в неделящихся ядрах либо виден как вполне однородное вещество с мелкозернистой структурой, либо имеет форму довольно крупных глыбок (рис. 60). По своей химической природе хроматин представляет сложное соединение ДНК с белком.

Хроматин — это тот материал, из которого формируются хромосомы при делении ядер.

Хромосомы (греч. «хрома» — краска, «сома» — тело) — важнейшая составная часть ядра. Свое название хромосомы получили потому, что на микроскопических препаратах они окрашиваются многими красками очень ярко по сравнению с другими частями ядра. В хромосомах сосредоточена ДНК, в которой заключена наследственная информация, передающаяся из поколения в поколение у каждого вида организмов.

Хромосомы видны только в делящихся ядрах. В неделящихся ядрах, т. е. в период интерфазы, хромосомы не удается рассмотреть в ядрах подавляющего большинства клеток, но это не означает, что в неделящихся ядрах хромосомы отсутствуют. Дело в том, что в неделящихся ядрах хромосомы имеют форму тончайших нитей диаметром около 140 Å и потому их нельзя увидеть в световой микроскоп. Эти тончайшие нити, каждая из которых представляет одну молекулу ДНК в соединении с белком, могут иметь длину свыше 1 *мм*.

Нитевидные хромосомы неделящихся ядер свободно располагаются в ядерном соке, переплетаются между собой, и различить каждую хромосому в отдельности становится невозможно, т. е. они представляют собой хроматин. Однако такие сильно вытянутые в длину нитевидные хромосомы, а также участки их хорошо видны с помощью электронного микроскопа при увеличении в 50—100 000 раз.

Важнейший процесс, совершающийся только в период интерфазы, — это синтез ДНК, в результате которого каждая хромосома удваивается. В основе синтеза лежит уникальная способность молекулы ДНК к удвоению. Синтез ДНК протекает в середине интерфазы, и продолжительность его различна у разных видов животных и растений. Например, в клетках млекопитающих этот процесс продолжается 6—10 *ч*, и за это время каждая одиночная молекула ДНК строит подобную себе вторую такую же молекулу.

Следовательно, если до начала синтеза в состав одной хромосомы входила одна молекула, т. е. одна нить ДНК, то после завершения синтеза в состав каждой хромосомы входят две совершенно одинаковые нити ДНК. В этом и заключается процесс удвоения каждой хромосомы.

В течение всего периода интерфазы хромосомы активно осуществляют контроль над всеми процессами жизнедеятельности клетки: именно в интерфазе непрерывно происходит синтез РНК, белков, углеводов и жиров, клетки растут. Все это означает, что в период интерфазы клетка активно функционирует, в ней осуществляются все процессы жизнедеятельности, включая питание, дыхание, синтез АТФ, выделение во внешнюю среду разнообразных продуктов обмена веществ. Во время интерфазы происходит также увеличение числа митохондрий, хлоропластов, элементов комплекса Гольджи, удваивается число центриолей клеточного центра.

Продолжительность интерфазы различна у разных клеток. Например, многие бактерии и дрожжи способны делиться несколько раз в сутки, и интерфаза у них длится 3—5 *ч*. У многих простейших, например у эвглены, интерфаза длится до 18—20 *ч*, т. е. они делятся один раз в сутки. У активно размножающихся клеток многоклеточных животных и растений интерфаза может продолжаться от 8—10 *ч* до нескольких суток, что видно из таблицы на странице 157.

Есть и такие клетки в составе многоклеточного организма, которые не делятся, и интерфаза у них продолжается в течение многих лет. К числу их относятся нервные клетки, утратившие способность к делению и существующие в течение всей жизни организма.

? **1. Каково строение ядра? 2. В каких ядрах клетки можно видеть хромосомы? 3. Каковы роль и состав ядрышка? 4. В каком веществе ядра заключена наследственная информация?**

41. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

У разнообразных видов одноклеточных и многоклеточных организмов деление клеток имеет много общих черт. Существуют два способа деления клеток: 1) *митоз* (греч «митос» — нить), или непрямое деление, при котором образуются хромосомы, имеющие форму нитей (рис. 72, *2*); 2) *амитоз*, или прямое деление, при котором хромосомы не образуются и ядро без всяких види-

мых в нем изменений разделяется на две части. В природе наиболее широко распространен митоз, амитоз встречается довольно редко. Поэтому мы подробно рассмотрим митоз — сложный процесс, включающий много различных фаз.

Во время митоза вся клетка в целом претерпевает сложные изменения, но особенно существенным изменениям подвергаются хромосомы. Подготовка к митозу начинается еще в период интерфазы и выражается: 1) в удвоении хромосом, каждая из которых к моменту митоза имеет две нити, или две молекулы, ДНК; 2) в увеличении числа органоидов цитоплазмы; 3) в синтезе АТФ, энергия которой обязательно используется при делении клетки; 4) в синтезе белков, особенно тех, которые связаны с хромосомами и клеточным центром и участвуют в процессе деления.

Как только вся эта подготовка заканчивается, клетка приступает к делению.

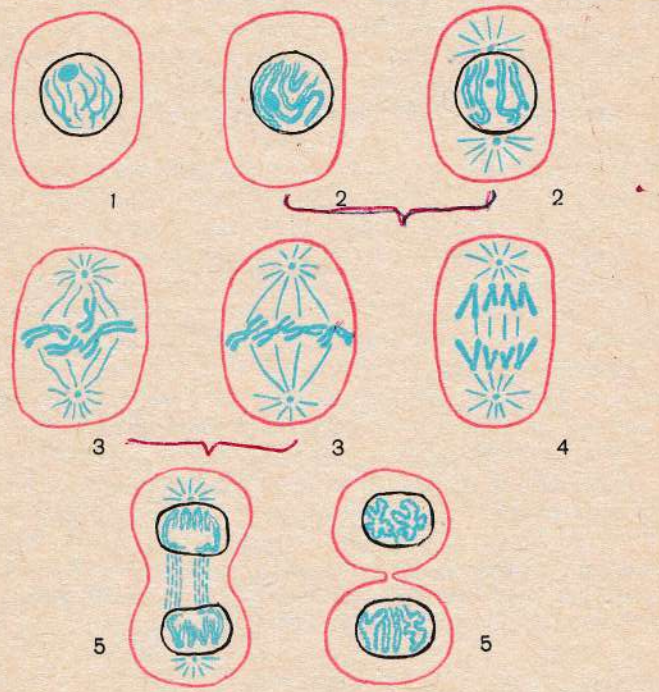


Рис. 72.
Митоз клетки животных:
1 — ядро неделящейся клетки. Видно округлое ядрышко; *2* — стадия профазы. Видны центриоли, разошедшиеся к противоположным полюсам клетки, и двойные хромосомы; *3* — метафаза. Ядерная оболочка растворилась. Хорошо видны нити веретена деления; *4* — анафаза. Хромосомы разошлись к полюсам клетки; *5* — телофаза. Ядро полностью разделилось, образовалась ядерная оболочка, видно, как делится цитоплазма путем образования перетяжки.

В митозе различают 4 фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Во время профазы (рис. 72, 2) ядро увеличивается в объеме, т. е. разбухает. Хромосомы начинают спирально закручиваться, и такая спирализация приводит к укорачиванию нити ДНК во много раз. Но при этом спирально закрученная хромосома сильно утолщается и становится видимой в световой микроскоп даже при увеличении в 100—200 раз. Спирализация хромосом происходит на протяжении всей профазы.

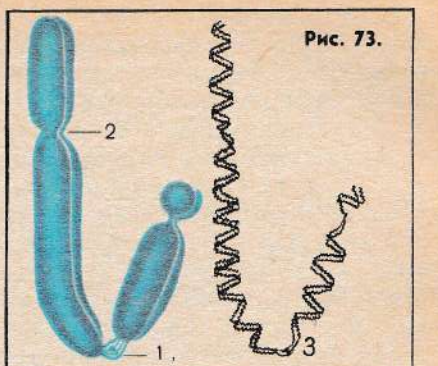


Рис. 73.
Строение хромосомы:
1 — первичная перетяжка; *2* — вторичная перетяжка; *3* — внутреннее строение, где видны две спирально свернутые хроматиды.

К концу профазы все хромосомы четко отделяются друг от друга и становятся хорошо видны их размеры, форма, строение, а также можно точно сосчитать их количество. В это время видно, что каждая хромосома представляет удлиненное плотное тельце, состоящее из нескольких частей, отделенных друг от друга перетяжками (рис. 73).

На хромосоме выделяется первичная перетяжка, или *центромера* (греч. «мерос» — часть). Как видно на рисунке, это наиболее узкая часть хромосомы. На хромосоме может быть и вторичная перетяжка.

Каждая хромосома, как это видно на рисунке *73, 3,* состоит из двух свернутых в спираль нитей, которые называют *хроматидами* и тесно прилегают друг к другу по всей длине хромосомы.

Во время профазы центриоли, а их две в каждой клетке, расходятся к полюсам (рис. 72, 2). Между центриолями, расположенными теперь на двух противоположных полюсах клетки, образуются тонкие нити, состоящие из белка и представляющие собой мельчайшие трубочки. Эти нити вместе с центриолями, от которых они отходят, получили название *веретена деления.*

В конце профазы ядерная оболочка растворяется и хромосомы свободно и без особого порядка располагаются в цитоплазме.

Вторая фаза митоза — *метафаза* — начинается с того, что хромосомы приобретают упорядоченное расположение, передвигаясь к экватору. Достигнув экватора, хромосомы располагаются в одной плоскости, и в этот момент к каждой хромосоме прикрепляется одна из нитей веретена (рис. 72, *3*). Нити веретена прикрепляются к центромерам хромосом. Не все нити веретена оказываются прикрепленными к хромосомам. Часть нитей свободна от хромосом, и эти нити называют непрерывными, так как они тянутся от одной центриоли до другой.

Когда все хромосомы оказываются прикрепленными к нитям веретена, хроматиды каждой хромосомы начинают расходиться к полюсам клетки: к одному полюсу отходит одна хроматида, к противоположному — другая.

Начало расхождения хроматид к полюсам клетки означает и начало следующей фазы митоза — *анафазы*. Во время анафазы хроматиды, которые теперь уже можно назвать дочерними хромосомами, расходятся к полюсам клетки. Движение хромосом от экватора к полюсам осуществляется за счет нитей веретена, к которым прикреплены хромосомы. Нити веретена сокращаются и растягивают дочерние хромосомы к противоположным полюсам клетки. При движении хромосом используется энергия АТФ. Во время движения хромосомы изгибаются наподобие шпильки и движутся вперед центромерами, за которые их тянет нить веретена (рис. 72, *4*).

Расхождение к полюсам клетки двух дочерних групп хромосом означает начало последней фазы митоза — *телофазы*. Во время телофазы хромосомы, приблизившиеся к полюсам клетки, теряют правильную форму, начинается их раскручивание, и они вновь приобретают форму длинных нитей, переплетающихся друг с другом, что характерно для неделящегося ядра (рис. 72, *5*). Следовательно, в период интерфазы хромосомы находятся в раскрученном состоянии, а в период митоза — в спирализованном.

Одновременно с деспирализацией хромосом в дочерних ядрах вновь образуется ядерная оболочка, формируется ядрышко и полностью восстанавливается характерное для интерфазы строение ядра. На протяжении телофазы происходит и деление цитоплазмы, в результате которого две дочерние клетки отделяются друг от друга. Эти клетки по строению полностью сходны с материнской, но отличаются от нее меньшими размерами (рис. 72. *5*).

Биологическое значение митоза. В результате митоза каждая дочерняя клетка получает точно такие же хромосомы, какие имела материнская клетка. Число хромосом в обеих дочерних клетках точно равно числу хромосом клетки материнской.

Следовательно, биологическое значение митоза заключается в строго равномерном распределении хромосом между ядрами двух дочерних клеток. Это значит, что митоз обеспечивает и полную передачу всей наследственной информации каждому из дочерних ядер.

Если произойдет какое-то нарушение нормального хода митоза и в дочерней клетке хромосом окажется меньше или больше, чем в материнской, то это приведет к существенным изменениям в жизнедеятельности этой клетки и даже к ее гибели.

Продолжительность митоза. В жизненном цикле клетки митоз занимает значительно более короткий промежуток времени, чем интерфаза. Сравнение времени митоза и интерфазы дано в таблице.

Клетки ткани	Продолжительность в (ч)	
	интерфазы	митоза
Эпителий тонкой кишки мыши	12—18	0,5—1
Эпителий двенадцатиперстной кишки мыши	11	3
Клетки корешка конского боба	25	0,5

В большинстве клеток весь процесс митоза, от профазы до завершения телофазы, занимает 1—2 *ч*.

Отдельные фазы митоза также неодинаковы по времени. В клетках млекопитающих продолжительность каждой фазы митоза равна: профаза — 20—35 *мин*, метафаза — 6—15 *мин*, анафаза — 8—14 *мин*, телофаза — 10—40 *мин*.

Число хромосом. Число хромосом постоянно для каждого вида животных и растений. Это значит, что в каждой клетке любого организма, принадлежащего к одному виду, содержится совершенно определенное число хромосом. У ржи их 14, и, следовательно, ядро каждой клетки этого растения содержит именно 14 хромосом. У человека — 46 хромосом, и все клетки тела каждого человека имеют по 46 хромосом.

Данные о количестве хромосом у некоторых видов растений и животных приведены в таблице.

Вид	Диплоидное число хромосом	Вид	Диплоидное число хромосом
Ячмень	14	Домашняя муха	12
Овес	42	Курица	78
Томат	24	Кролик	44
Скерда	6	Коза	60
Плодовая мушка дрозофила	8	Овца	54
		Шимпанзе	48
		Человек	46

Хромосомы, содержащиеся в ядре одной клетки, всегда парные, т. е. имеются по две одинаковые, или гомологичные, хромосомы, которые составляют одну пару. Так, 46 хромосом человека образуют 23 пары, в каждой паре объединены две одинаковые хромосомы (рис. 74). Хромосомы разных пар отличаются друг от друга по форме, месту расположения центромеры и вторичных перетяжек.

Совокупность хромосом, содержащихся в одном ядре, носит название хромосомного набора. Хромосомный набор характерен для каждого вида организмов. Примеры некоторых наборов приведены на рисунке 75.

Рис. 74.
Диплоидный набор хромосом человека.

Рис. 75.
Диплоидный набор хромосом в клетках:
1 — растения скерды;
2 — комара; *3* — курицы.

В любом многоклеточном организме различаются две категории клеток: соматические (неполовые), которые входят в состав всех тканей и органов тела, и половые клетки, иначе называемые *гаметами*. Ядра соматических клеток содержат *диплоидный* (двойной) набор хромосом. Ядра половых клеток содержат *гаплоидный*, т. е. одинарный, набор хромосом. Так, если диплоидный набор ржи включает 14 хромосом, то гаплоидный набор в ядрах гамет имеет 7 хромосом. Если диплоидный набор человека содержит 46 хромосом, то гаплоидный набор равен 23 хромосомам. В гаплоидном наборе от каждой пары остается только одна хромосома.

Число хромосом и диплоидного и гаплоидного набора постоянно для каждого вида организмов.

? **1. Каковы способы деления клеток и чем они характеризуются? 2. Что такое веретено деления и когда оно образуется в клетке? 3. В каком состоянии находятся хромосомы в интерфазе и во время митоза? 4. Расскажите о фазах митоза и об изменениях хромосом во время митоза. 5. Какова биологическая сущность митоза? 6. Что такое диплоидный набор хромосом?**

42. КЛЕТКА КАК ЕДИНОЕ ЦЕЛОЕ

Мы подробно познакомились с клеткой, ее ядром, органоидами цитоплазмы, с процессом деления, что позволяет понять, насколько сложно строение этой элементарной живой системы и насколько многообразны все виды жизнедеятельности, которые в ней осуществляются. В любом из процессов жизнедеятельности, будь то питание, выведение продуктов обмена веществ во внешнюю среду, дыхание, биосинтез белков или движение, клетка представляет единое целое. В ней теснейшим образом взаимодействуют все органоиды цитоплазмы и ядро, как во время интерфазы, так и в период митотического деления.

Теснейшее взаимодействие всех частей клетки можно наблюдать и в случае ее повреждения. Если из клетки удалить ядро, то цитоплазма со всеми ее органоидами неизбежно погибает.

Такую микрооперацию по удалению из клетки ядра можно легко провести на амебах. С помощью очень тонких стеклянных игл амебу разрезают на две части, в одной из которых останется ядро, а в другой — только цитоплазма (рис. 76). Та часть амебы, в которой осталось ядро, быстро растет, интенсивно заглатывает пищу, через несколько дней превращается в амебу нормальных размеров и делится. Вторая часть амебы, оставшаяся без ядра, живет в течение 7—8 дней. За это время безъядерная амеба не заглатывает пищи, не растет, не может нормально двигаться. В такой безъядерной клетке прекращается биосинтез белков, жиров, углеводов и нуклеиновых кислот. Безъядерная амеба не может делиться и погибает.

Ядро, а также любой из органоидов цитоплазмы не могут существовать самостоятельно даже в том случае, если их осторожно выделить из клетки и поместить в специальную питательную среду, пригодную для существования целых клеток.

Деятельность клетки как единого целого видна также в тех случаях, когда она получает небольшое повреждение, например происходит разрыв наружной мембраны в какой-то одной точке или оказывается поврежденным небольшой участок цитоплазмы с расположенными в нем органоидами. В восстановлении таких повреждений принимают участие все органоиды и ядро клетки. Сильные повреждения, захватывающие большие участки и связанные с существенными нарушениями деятельности ядра и органоидов цитоплазмы, не могут быть восстановлены и приводят клетку к гибели.

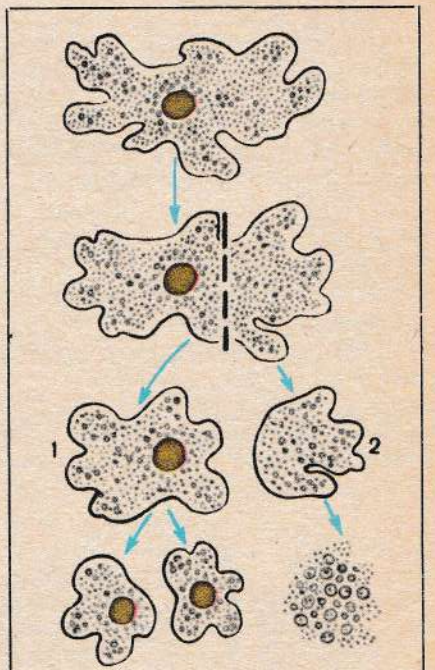


Рис. 76.
Схема разрезания амебы на две части:
1 — часть с ядром;
2 — безъядерная часть.

? **1. Почему при разрезании клетки на две части половинка без ядра погибает? 2. Как осуществляется взаимодействие органоидов клетки в процессе ее жизнедеятельности?**

43. БАКТЕРИИ, СИНЕ-ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ И НЕКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

В отличие от клеток многоклеточных организмов и простейших, клетки бактерий и сине-зеленых водорослей имеют более простое строение. Познакомимся сначала с бактериями — одноклеточными организмами, образующими большую самостоятельную группу.

Бактериальные клетки обладают очень мелкими размерами: в длину они достигают от 1 до 10 *мкм*. Бактерии бывают округлой формы в виде палочек и спиралей (рис. 54, *1*). Бактерии либо могут быть одиночными, либо образуют цепочку, состоящую из нескольких клеток.

Снаружи бактериальная клетка окружена плотной оболочкой, а у некоторых видов еще и слизистой капсулой. Под оболочкой, состоящей из углеводов, находится тонкая наружная мембрана, которая тесно прилегает к цитоплазме и окружает ее со всех сторон (рис. 77).

В цитоплазме бактерий нет ни митохондрий, ни эндоплазматической сети. Рибосомы расположены прямо в цитоплазме и не связаны с мембранами.

Одной из наиболее важных отличительных черт бактериальной клетки является отсутствие вполне оформленного, покрытого оболочкой ядра, какое мы видели в клетках простейших и многоклеточных организмов.

У бактерий ДНК сосредоточена в особой ядерной области, расположенной в центре клетки, и не окружена ядерной оболочкой, а свободно лежит в цитоплазме. Бактерии не имеют и настоящих хромосом.

Размножаются бактерии делением клетки на две части. Деление бактериальных клеток может происходить с большой скоростью, и при благоприятных условиях некоторые бактерии делятся через каждые 20 *мин*.

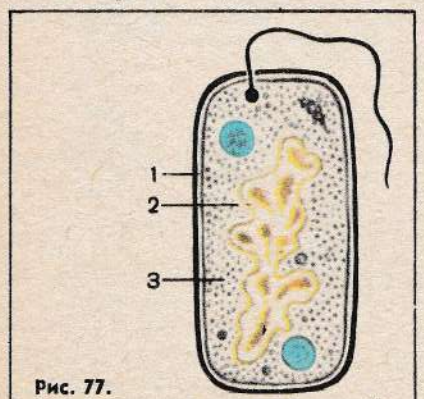


Рис. 77.
Схема строения клетки бактерий
1 — клеточная оболочка; *2* — ядерные элементы (ДНК); *3* — цитоплазма.

Многие бактерии, особенно те, которые живут в воде, движутся с помощью очень тонких жгутиков. При неблагоприятных условиях многие бактерии образуют споры и в таком виде переживают периоды засухи, жары, сильных морозов.

Бактерии широко распространены в природе. Они живут в почве, в пресноводных водоемах и морях, в воздухе, в живых и мертвых организмах, во всех продуктах питания. Бактерии обнаружены во льдах, где они в замороженном состоянии могут находиться многие годы.

Бактерии имеют огромное значение для человека. Многие отрасли промышленности и сельского хозяйства полностью или частично зависят от деятельности бактерий. Такие важные химические соединения, как этиловый и бутиловый спирты, уксусная кислота, ацетон, образуются за счет деятельности бактерий. Человек использует бактерии в производстве масла, сыра, различных видов кислого молока, кислой капусты и других продуктов. Однако очень многие бактерии приносят человеку, животным и растениям большой вред в качестве возбудителей различных заболеваний, например дизентерии, брюшного тифа, туберкулеза, а у растений — различных форм гнили и многих других заболеваний.

Сине-зеленые водоросли — это самые примитивные по своей организации растения. Огромное большинство их имеет микроскопически малые размеры. Часть этих организмов — одноклеточные, часть же образуют длинные многоклеточные нити.

Подобно бактериям, сине-зеленые водоросли не имеют оформленного ядра и ДНК их располагается непосредственно в цитоплазме, в самом центре клетки. Сине-зеленые водоросли не имеют также хлоропластов, и мембраны с заключенным в них хлорофиллом находятся прямо в цитоплазме.

Из органоидов цитоплазмы у сине-зеленых водорослей имеются митохондрии, эндоплазматическая сеть и рибосомы. Размножаются сине-зеленые водоросли делением клетки на две части. Оболочки клеток этих организмов обладают значительной прочностью и состоят из углеводов.

Сине-зеленые водоросли широко распространены в самых разнообразных пресных водоемах, в морях и океанах, в почве.

Несмотря на простое строение, бактерии и сине-зеленые водоросли — это клетки со всеми основными органоидами цитоплазмы и ядерным материалом, который представлен ДНК.

Вирусы. Существует большая группа живых организмов, не имеющих клеточного строения. Эти очень мелкие, невидимые

Рис. 78.
Вирус табачной мозаики.
I — Лист табака, пораженный мозаичной болезнью: видна мозаичная расцветка листа со светлыми, пораженными вирусом участками *(1)*; кристалл вируса в клетке листа *(2)*; *II* — Схема строения частицы вируса табачной мозаики. Видна оболочка из белковых молекул *(1)* и тяж РНК *(2)*, свернутый в спираль и расположенный внутри оболочки.

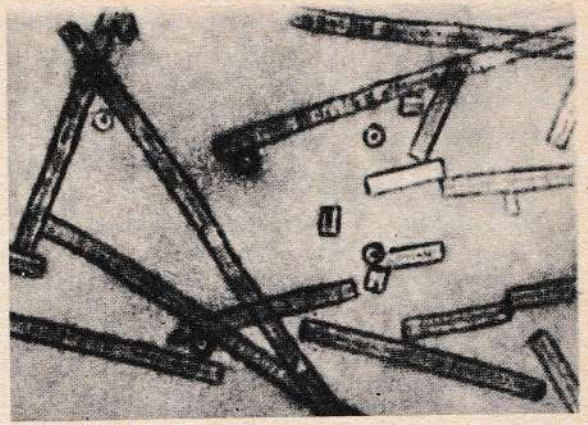


Рис. 79. Электронно-микроскопическая фотография частиц вируса табачной мозаики, которые имеют форму палочек. Увел. 75 000.

в световой микроскоп живые существа носят название вирусов (лат. «вирус» — яд) и представляют неклеточные организмы.

Вирусы нельзя отнести ни к растениям, ни к животным. Они исключительно малы, размеры их варьируют в пределах от 100 до 2500 Å, а это значит, что вирусы могут быть изучены только с помощью электронного микроскопа.

Одна из отличительных черт вирусов — это то, что они способны жить и размножаться только в клетках других организмов. Вне клеток животных и растений вирусы жить не могут, и многие из них во внешней среде имеют форму кристаллов (рис. 78, *2*). Поселяясь внутри клеток животных, растений и бактерий, вирусы вызывают много опасных заболеваний, к числу которых относятся такие заболевания человека, как корь, грипп, полиомиелит, оспа. Среди вирусных болезней растений известна мозаичная болезнь табака, гороха и других культур, при которой вирусы разрушают хлоропласты и пораженные участки листьев становятся бесцветными (рис. 78).

Вирусы, а точнее фильтрующиеся вирусы, которые благодаря своим мельчайшим размерам проходят через фарфоровые фильтры с самыми тонкими порами, впервые открыл русский ученый Д. И. Ивановский в 1892 г.

Основная особенность в строении вирусов заключается в том, что каждая вирусная частица состоит из небольшого количества ДНК или РНК, т. е. генетического материала, заключенного в белковую оболочку. Эта оболочка играет защитную роль.

Строение вирусов детально изучено на примерах вируса табачной мозаики и бактериофагов. Вирус табачной мозаики (рис. 78) существует в форме отдельных частиц, каждая из которых имеет палочковидную форму и представляет цилиндр с полостью внутри. Стенка цилиндра образована молекулами белка, а внутри, под этой белковой оболочкой, располагается тяж РНК, свернутый в форме спирали (рис. 78, *2*). Длина частицы вируса табачной мозаики достигает 3000 Å (рис. 79). В листьях табака частицы вируса, соединяясь вместе, образуют скопления в виде кристаллов шестигранной формы, которые видны в световой микроскоп (рис. 78, *1*).

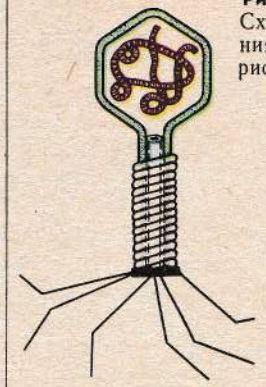


Рис. 80. Схема строения бактериофага.

Известны также вирусы, которые поселяются в клетках бактерий. Их называют бактериофагами, или фагами (греч. «фагос» — пожирающий). Они полностью разрушают бактериальные клетки и потому могут быть использованы для лечения бактериальных заболеваний, например дизентерии, брюшного тифа, холеры.

Строение рассмотрим на примере бактериофага, который поселяется в клетках кишечной палочки. Такой бактериофаг (рис. 80) по форме напоминает головастика. Длина его около 200 Å. Тело бактериофага состоит из головки, хвостика и нескольких хвостовых отростков. Снаружи головка и хвостик покрыты белковой оболочкой. Внутри головки находится ДНК, а внутри хвостика проходит канал. Когда бактериофаг проникает в клетку кишечной палочки, то сначала он прикрепляется к ее поверхности, а затем в этом месте растворяет оболочку бактерии. ДНК бактериофага проходит в канал хвостика и впрыскивается в клетку бактерии через отверстие, образовавшееся в ее оболочке. Дальше у кишечной палочки, зараженной бактериофагом, начинает синтезироваться ДНК бактериофага, а не собственная ДНК бактерии, и в конечном итоге бактерия погибает.

Таково строение вирусов, которое значительно отличается от строения клеток. Это дает нам право считать, что вирусы — неклеточные существа. Их строение значительно проще строения клетки.

? 1. Чем отличаются клетки бактерий от клеток многоклеточных организмов? 2. Назовите заболевания растений, животных и человека, вызываемые вирусами. 3. Каковы основные особенности строения вирусов?

44. ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ

Все клетки одноклеточных и многоклеточных организмов имеют если и не совсем одинаковый, то очень сходный тип строения. У всех клеток растений и животных имеются ядро, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, рибосомы и другие органоиды. Все клетки делятся путем митоза, питаются, дышат, синтезируют белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты, АТФ. Вместе с тем существует огромное разнообразие типов клеток,

отличающихся друг от друга и по строению, и по характеру обмена веществ. Так, клетки эпителия не похожи на мышечные или нервные клетки, а амеба отличается от инфузории-туфельки и эвглены (рис. 54). Существенно отличаются друг от друга также клетки растений и клетки животных.

Однако, несмотря на огромное разнообразие типов клеток и видов организмов, известная однородность строения клеток может служить одним из доказательств единства происхождения всех растительных и животных организмов, населяющих нашу планету. Для доказательства эволюции клетки мы не можем использовать в полной мере данные палеонтологии, эмбриологии или биогеографии, как это вы видели на примере доказательства эволюции многоклеточных организмов. В изучении эволюции клетки больше всего подходят методы сравнительной анатомии или морфологии, но только в применении их не к целому организму, а к клетке.

Рассматривая строение клеток различных организмов, мы убедились в том, что наиболее простое строение имеют клетки бактерий и сине-зеленых водорослей — организмов очень примитивных по сравнению с многоклеточными растениями и животными. Существование таких, относительно просто организованных одноклеточных организмов, как бактерии и сине-зеленые водоросли, может служить доказательством того, что клетки многоклеточных организмов прошли длительный путь эволюции. Именно в процессе эволюции произошло усложнение строения клетки. По мере усложнения организации самого многоклеточного организма произошло развитие разнообразных типов клеток, из которых состоят разные ткани и органы.

Но и клетки одноклеточных организмов, куда относятся простейшие и многие виды зеленых водорослей, в свою очередь, прошли длительный путь эволюции прежде, чем стали такими, как мы видим их сейчас. О том, что бактерии и сине-зеленые водоросли развились в процессе длительной эволюции, может свидетельствовать существование вирусов — неклеточных форм. Вероятно, в процессе развития жизни сначала появились какие-то неклеточные организмы, строение которых было значительно проще, чем строение самых простых известных нам сейчас одноклеточных организмов. Затем, на следующем этапе развития, появились клеточные формы существования живой материи. Это, по всей вероятности, были какие-то еще очень просто организованные одноклеточные, которые на следующей, более высокой ступени эволюции дали начало многоклеточным организмам.

? **1. Какую роль играют неклеточные формы — вирусы — и одноклеточные организмы в решении проблемы эволюции клетки? 2. На основании каких фактов можно судить об эволюции клетки?**

ГЛАВА VIII.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЯ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Для химических реакций, протекающих в клетке, характерны величайшая организованность и упорядоченность: каждая реакция протекает в строго определенном месте. Молекулы ферментов расположены на внутренних структурах — мембранах митохондрий и эндоплазматической сети, выстилая их, как кафель стенку. При этом местоположение ферментов неслучайно: они расположены в том порядке, в котором идут реакции. Мембраны клетки, выстланные молекулами ферментов, представляют своего рода «каталитический конвейер», на котором с исключительной точностью осуществляются химические реакции.

45. ПЛАСТИЧЕСКИЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕНЫ (АССИМИЛЯЦИЯ И ДИССИМИЛЯЦИЯ)

В клетке обнаружены примерно тысяча ферментов. С помощью такого мощного каталитического аппарата осуществляется сложнейшая и многообразная химическая деятельность. Из громадного числа химических реакций клетки выделяются два противоположных типа реакций — синтез и расщепление.

Реакция синтеза. В клетке постоянно идут процессы созидания. Из простых веществ образуются более сложные, из низкомолекулярных — высокомолекулярные. Синтезируются белки, сложные углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты. Синтезированные вещества используются для построения разных частей клетки, ее органоидов, секретов, ферментов, запасных веществ. Синтетические реакции особенно интенсивно идут в растущей клетке, но и у вполне взрослой, т. е. закончившей рост и развитие, клетки постоянно происходит синтез веществ для замены молекул, израсходованных или разрушенных при повреждении. На место каждой разрушенной молекулы белка или какого-нибудь другого вещества встает новая молекула. Таким путем клетка сохраняет постоянными свою форму и химический состав, несмотря на непрерывное их изменение в процессе жизнедеятельности.

Синтез веществ, идущий в клетке, называют биологическим синтезом или сокращенно биосинтезом.

Все реакции биосинтеза идут с поглощением энергии.

Совокупность реакций биосинтеза называют пластическим обменом или ассимиляцией (лат. «симилис» — сходный). Смысл этого процесса состоит в том, что поступающие в клетку из внешней среды пищевые вещества, резко отличающиеся от веществ клетки, в результате химических превращений становятся веществами клетки.

Реакции расщепления. Сложные вещества распадаются на более простые, высокомолекулярные — на низкомолекулярные.

Белки распадаются на аминокислоты, крахмал — на глюкозу. Эти вещества расщепляются на еще более низкомолекулярные соединения, и в конце концов образуются совсем простые, бедные энергией вещества — CO_2 и H_2O. Реакции расщепления в большинстве случаев сопровождаются выделением энергии. Биологическое значение этих реакций состоит в обеспечении клетки энергией. Любая форма активности — движение, секреция, биосинтез и др. — нуждается в затрате энергии.

Совокупность реакций расщепления называют энергетическим обменом клетки или диссимиляцией. Диссимиляция прямо противоположна ассимиляции: в результате расщепления вещества утрачивают сходство с веществами клетки.

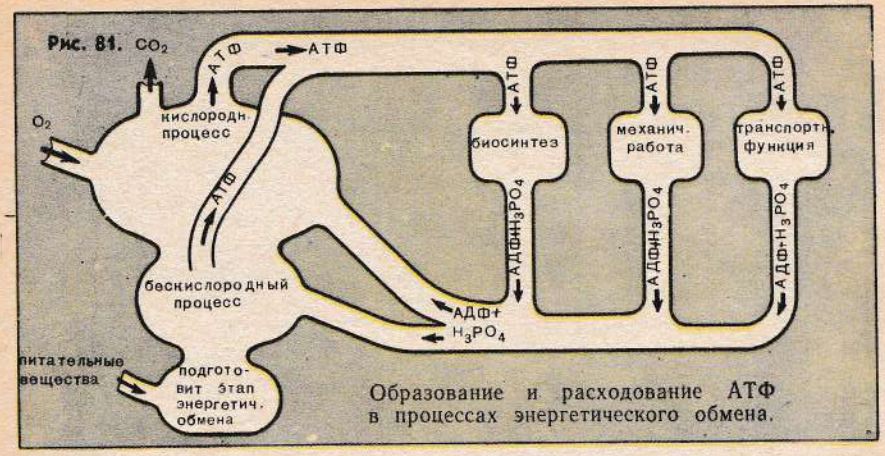
Пластический и энергетический обмены (ассимиляция и диссимиляция) находятся между собой в неразрывной связи. С одной стороны, реакции биосинтеза нуждаются в затрате энергии, которая черпается из реакций расщепления. С другой стороны, для осуществления реакций энергетического обмена необходим постоянный биосинтез, обслуживающих эти реакции ферментов, так как в процессе работы они изнашиваются и разрушаются.

Сложные системы реакций, составляющие процесс пластического и энергетического обменов, тесно связаны не только между собой, но и с внешней средой. Из внешней среды в клетку поступают пищевые вещества, которые служат материалом для реакций пластического обмена, а в реакциях расщепления из них освобождается энергия, необходимая для функционирования клетки. Во внешнюю среду выделяются вещества, которые клеткой больше не могут быть использованы.

Совокупность всех ферментативных реакций клетки, т. е. совокупность пластического и энергетического обменов (ассимиляции и диссимиляции), связанных между собой и с внешней средой, называют обменом веществ и энергии. Этот процесс является основным условием поддержания жизни клетки, источником ее роста, развития и функционирования.

АТФ как единое и универсальное энергетическое вещество. Все проявления жизнедеятельности, все функции клетки осуществляются с затратой энергии. Энергия требуется для движения, биосинтетических реакций, переноса веществ через клеточные мембраны, для любых форм клеточной активности.

Источником энергии в живых клетках, обеспечивающим все виды их деятельности, является аденозинтрифосфорная кислота (АТФ). Освобождающаяся при расщеплении АТФ энергия обеспечивает любые виды клеточных функций — движение, биосинтез, перенос веществ через мембраны и др. (рис. 81). Так как запас АТФ в клетке невелик, то понятно, что по мере убыли АТФ содержание ее должно восстанавливаться. В действительности так и происходит. Биологический смысл остальных реакций энергетического обмена и состоит в том, что энергия, освобождающаяся в результате химических реакций окисления углеводов и других веществ, используется для синтеза АТФ, т. е. для восполнения ее запаса в клетке. При усиленной, но кратковременной работе, например при беге на короткую дистанцию, мышцы работают почти исключительно за счет распада содержащейся в них АТФ. После окончания бега спортсмен усиленно дышит, разогревается: в этот период происходит интенсивное окисление углеводов и других веществ для восполнения убыли израсходованной АТФ. При длительной и не очень напряженной работе содержание АТФ в клетках может существенно не изменяться, так как реакции окисления успевают обеспечить быстрое и полное восстановление израсходованной АТФ.



Образование и расходование АТФ в процессах энергетического обмена.

Итак, *АТФ представляет единый и универсальный источник энергии для функциональной деятельности клетки.* Отсюда понятно, что возможна передача энергии из одних частей клетки в другие и заготовка энергии впрок. Синтез АТФ может происходить в одном месте клетки и в одно время, а использоваться она может в другом месте и в другое время.

Синтез АТФ осуществляется главным образом в митохондриях. Именно поэтому митохондрии называют «силовыми станциями» клетки. Образовавшаяся здесь АТФ по каналам эндоплазматической сети направляется в те участки клетки, где возникает потребность в энергии.

Этапы энергетического обмена. Для изучения энергетического обмена клетки его удобно разделить на три последовательных этапа. Рассмотрим их на примере животной клетки.

Первый этап подготовительный. На этом этапе крупные молекулы углеводов, жиров, белков, нуклеиновых кислот распадаются на мелкие молекулы: из крахмала образуется глюкоза, из жиров — глицерин и жирные кислоты, из белков — аминокислоты, из нуклеиновых кислот — нуклеотиды. Распад веществ на этом этапе сопровождается незначительным энергетическим эффектом. Вся освобождающаяся при этом энергия рассеивается в виде тепла.

Второй этап энергетического обмена называют бескислородным или неполным. Вещества, образовавшиеся в подготовитель-

ном этапе — глюкоза, глицерин, органические кислоты, аминокислоты и др. — вступают на путь дальнейшего распада. Это сложный, многоступенчатый процесс. Он состоит из ряда следующих одна за другой ферментативных реакций. Ферменты, обслуживающие этот процесс, расположены на внутриклеточных мембранах правильными рядами. Вещество, попав на первый фермент этого ряда, передвигается, как на конвейере, на второй фермент, далее — на третий и т. д. Это обеспечивает быстрое и эффективное течение процесса. Разберем его на примере бескислородного расщепления глюкозы, которое имеет специальное название — *гликолиза*. Гликолиз представляет собой ряд последовательных ферментативных реакций. Его обслуживает 13 различных ферментов, и в ходе его образуется более десятка промежуточных веществ. Многие промежуточные реакции гликолиза идут с участием фосфорной кислоты H_3PO_4. В нескольких реакциях участвует АДФ. Не останавливаясь на деталях, укажем лишь, что на начальные ступени ферментного конвейера вступают шестиуглеродная глюкоза, H_3PO_4 и АДФ, а с последних сходят трехуглеродная молочная кислота, АТФ и вода. Суммарное уравнение гликолиза должно быть записано так:

$$C_6H_{12}O_6+2H_3PO_4+2АДФ=2C_3H_6O_3+2АТФ+2H_2O$$

Процесс гликолиза происходит у всех животных клеток и у некоторых микроорганизмов. Всем известное молочнокислое брожение (при скисании молока, образовании простокваши, сметаны, кефира) вызывается молочнокислыми грибами и бактериями. По механизму оно вполне тождественно гликолизу.

У растительных клеток и у некоторых дрожжевых грибов распад глюкозы осуществляется путем спиртового брожения. Спиртовое брожение, как и гликолиз, представляет длинный ряд ферментативных реакций, причем бо́льшая часть реакций гликолиза и спиртового брожения полностью совпадают, и только на самых последних этапах есть некоторые различия. В ряде промежуточных реакций спиртового брожения, как и при гликолизе, принимают участие H_3PO_4 и АДФ. Конечными продуктами спиртового брожения являются двуокись углерода, этиловый спирт, АТФ и вода. Суммарное уравнение спиртового брожения следует записать так:

$$C_6H_{12}O_6+2H_3PO_4+2АДФ=2CO_2+2C_2H_5OH+2АТФ+2H_2O$$

Из приведенных уравнений гликолиза и спиртового брожения видно, что в этих процессах не участвует кислород, поэтому их называют бескислородными, или с неполным расщеплением, так как полное расщепление — это расщепление до конца, т. е. превращение глюкозы в простейшие соединения — CO_2 и H_2O, что соответствует уравнению

$$C_6H_{12}O_6+6O_2=6CO_2+6H_2O$$

Наконец, и это особенно важно, из уравнений следует, что при распаде одной молекулы глюкозы в ходе гликолиза и спиртового брожения образуются две молекулы АТФ. Следовательно, распад глюкозы в процессе гликолиза и спиртового брожения сопряжен с синтезом универсального энергетического вещества АТФ.

Так как синтез АТФ представляет эндотермический процесс, то, очевидно, энергия для синтеза АТФ черпается за счет энергии реакций бескислородного расщепления глюкозы. Следовательно, энергия, освобождающаяся в ходе реакций гликолиза, не вся переходит в тепло. Часть ее идет на синтез двух богатых энергией фосфатных связей.

Произведем несложный расчет: всего в ходе бескислородного расщепления грамм-молекулы глюкозы освобождается 200 *кдж* (50 *ккал*). На образование одной связи, богатой энергией, при превращении грамм-молекулы АДФ и АТФ затрачивается 40 *кдж* (10 *ккал*).

В ходе бескислородного расщепления образуются две такие связи. Таким образом, в энергию двух грамм-молекул АТФ переходит $2\times40=80$ *кдж* ($2\times10=20$ *ккал*). Итак, из 200 *кдж* (50 *ккал*) только 80 (20) сберегаются в виде АТФ, а 120 (30 *ккал*) рассеиваются в виде тепла. Следовательно, в ходе бескислородного расщепления глюкозы 40% энергии сберегается клеткой.

Третий этап энергетического обмена — стадия кислородного, или полного расщепления, или дыхания. Продукты, возникшие в предшествующей стадии, окисляются до конца, т. е. до CO_2 и H_2O.

Основное условие осуществления этого процесса — наличие в окружающей среде кислорода и поглощение его клеткой. Стадия кислородного расщепления, как и предыдущая стадия бескислородного расщепления, представляет собой ряд последовательных ферментативных реакций. Каждая реакция катализируется особым ферментом.

Весь ферментативный ряд кислородного расщепления сосредоточен в митохондриях, где ферменты расположены на мембранах правильными рядами. Сущность каждой из реакций состоит в окислении органической молекулы, которая с каждой ступенью постепенно разрушается и превращается в конечные продукты окисления — CO_2 и H_2O.

Все промежуточные реакции кислородного расщепления, как и промежуточные реакции бескислородного процесса, идут с освобождением энергии. Количество энергии, освобождаемой на каждой ступени при кислородном процессе, много больше, чем на каждой ступени бескислородного процесса. В сумме кислородное расщепление дает громадную величину — 2600 *кдж* (650 *ккал*). Если бы вся эта энергия освободилась в результате одной реакции, клетка подверглась бы тепловому повреждению. При рассредоточении процесса на ряд промежуточных звеньев такой опасности нет.

Подробное исследование реакций кислородного расщепления показало, что в этих реакциях, как и в реакциях бескислородно-

го процесса, принимают участие H_3PO_4 и АДФ и что кислородный процесс, как и бескислородный, сопряжен с синтезом АТФ. В ходе кислородного расщепления двух трехуглеродных молекул происходит образование 36 молекул АТФ — 36 богатых энергией фосфатных связей. Таким образом, суммарное уравнение кислородного процесса можно записать так:

$$2C_3H_6O_3+6O_2+36H_3PO_4+36АДФ = 6CO_2+6H_2O+36АТФ+36H_2O,$$

а суммарное уравнение полного расщепления глюкозы так:

$$C_6H_{12}O_6+6O_2+38H_3PO_4+38АДФ=6CO_2+6H_2O+38АТФ+38H_2O$$

Теперь должно быть ясно значение для клетки третьей, кислородной стадии энергетического обмена. Если в ходе бескислородного расщепления освобождается 200 *кдж/моль* (50 *ккал/моль*) глюкозы, то в стадии кислородного процесса освобождается 2600 *кдж* (650 *ккал*), т. е. в 13 раз больше. Если в ходе бескислородного расщепления синтезируются две молекулы АТФ, то в кислородную стадию их образуется 36, т. е. в 18 раз больше. Иными словами, в ходе расщепления глюкозы в клетке на стадии кислородного процесса освобождается и преобразуется в другие формы энергии свыше 90% энергии глюкозы.

Займемся снова расчетом. Всего в процессе расщепления глюкозы до CO_2 и H_2O, т. е. в ходе кислородного и бескислородного процессов, синтезируется $2+36=38$ молекул АТФ. Таким образом, в потенциальную энергию АТФ переходит $38\times40=1520$ *кдж* ($38\times10=380$ *ккал*). Всего при расщеплении глюкозы (в бескислородную и кислородную стадии) освобождается $200+2600=2800$ *кдж* ($50+650=700$ *ккал*). Следовательно, почти 55% всей энергии, освобождаемой при расщеплении глюкозы, сберегается клеткой в форме АТФ. Остальная часть (45%) рассеивается в виде тепла. Чтобы оценить значение этих цифр, вспомним, что в паровых машинах из энергии, освобождаемой при сгорании угля, в полезную форму преобразуется не более 12—15%. В двигателях внутреннего сгорания он достигает примерно 35%. Таким образом, по эффективности преобразования энергии живая клетка превосходит все известные преобразователи энергии в технике.

При сопоставлении количества энергии, освобождаемой в ходе бескислородного и кислородного расщепления глюкозы, а также числа молекул АТФ, синтезируемых в обе стадии, видно, что кислородный процесс несравненно более эффективен, чем бескислородный. В стадии бескислородного расщепления освобождается примерно $^1/_{20}$ энергии, освобождающейся при кислородном процессе. Вполне понятно поэтому, что в нормальных условиях для мобилизации энергии в клетке всегда используется как бескислородный, так и кислородный путь расщепления. Если осуществление кислородного процесса затруднено или вовсе невозможно, например при недостатке кислорода, тогда для поддержания жизни остается только бескислородный процесс. Но при этом для получения АТФ в количестве, необходимом для жизнедеятельности, клетке приходится расщеплять очень большое количество глюкозы.

Дыхание и горение. Окисление органических веществ, происходящее в клетке, часто сравнивают с горением: в обоих случаях происходит поглощение кислорода и выделение CO_2 и H_2O. Однако между этими процессами имеются глубокие различия. Дыхание представляет высокоупорядоченный, многоэтапный процесс. Благодаря участию в нем ферментов оно идет с достаточной скоростью при температуре, несравненно более низкой, чем горение. Принципиально отличается в обоих процессах способ преобразования химической энергии расщепляемых веществ. При горении вся энергия переходит в тепловую. Дальнейшее использование ее для производства работы всегда происходит с низким к. п. д. При биологическом окислении главная часть энергии переходит в химическую энергию универсального энергетического вещества — АТФ, которое в дальнейшем используется клеткой с к. п. д., недостижимым для тепловых двигателей.

1. Охарактеризуйте два противоположных потока химических реакций в процессе обмена веществ клетки. 2. Охарактеризуйте стадии энергетического обмена клетки. 3. Какое значение для клетки имеет процесс кислородного расщепления? Напишите суммарное уравнение процесса дыхания. 4. Сравните энергетику процессов гликолиза и дыхания. 5. Почему АТФ называют единым и универсальным энергетическим веществом клетки? 6. Укажите различия между процессами горения и клеточного дыхания.

46. АВТОТРОФНЫЕ И ГЕТЕРОТРОФНЫЕ КЛЕТКИ. ФОТОСИНТЕЗ. ХЕМОСИНТЕЗ

По способу получения органических соединений все клетки делятся на две группы.

Автотрофные клетки. Одна *группа клеток способна синтезировать органические вещества из неорганических соединений* (CO_2 и H_2O и т. д.). Из этих бедных энергией соединений клетки синтезируют глюкозу, аминокислоты, а затем и более сложные органические соединения: сложные углеводы, белки и т. д. Клетки, способные синтезировать органические соединения из неорганических, называют автотрофными или *автотрофами*. Главными автотрофами на Земле являются клетки зеленых растений. Автотрофное питание присуще также небольшой группе микроорганизмов.

Гетеротрофные клетки. Другая *группа клеток не способна синтезировать органические вещества из неорганических соединений*. Эти клетки нуждаются в доставке уже готовых органических соединений. Животные поедают других животных и растения и получают с пищей готовые углеводы, жиры, белки.

Клетки, не способные к синтезу органических соединений из неорганических веществ и нуждающиеся поэтому в доставке

готовых органических веществ извне, называют гетеротрофными клетками или *гетеротрофами*. Клетки всех животных, человека, большинства микроорганизмов, некоторых растений (например, грибов) являются гетеротрофами. Точно так же гетеротрофами являются клетки зеленых растений, не содержащие хлорофилла, например клетки корня.

Фотосинтез. Синтез органических соединений из простых, бедных энергией веществ нуждается в притоке энергии извне. Зеленые растения используют для этой цели световую энергию солнца. Растительные клетки обладают специальным механизмом, позволяющим им преобразовывать световую энергию в химическую энергию. **Синтез органических соединений, идущий за счет световой энергии, называют фотосинтезом.**

Процесс фотосинтеза выражается следующим суммарным уравнением:

$$6CO_2+6H_2O=C_6H_{12}O_6+6O_2$$

Как видно из уравнения, в ходе фотосинтеза вещества, бедные энергией (CO_2 и H_2O), переходят в углевод — сложное богатое энергией органическое вещество. Кроме углеводов, в результате фотосинтеза образуется также молекулярный кислород.

Суммарное уравнение фотосинтеза не дает представления о его механизме. Это — сложный, многоступенчатый процесс. Центральная роль в нем принадлежит хлорофиллу — органическому веществу зеленого цвета.

Процесс фотосинтеза (рис. 82) начинается с освещения хлоропласта видимым светом. Свет поглощается хлорофиллом, и один из его электронов переходит в «возбужденное» состояние — он покидает свою основную орбиту и перескакивает на высшую орбиту. «Возбужденный» электрон приобретает потенциальную энергию. Такой электрон может вернуться на свое место к молекуле хлорофилла, и тогда избыточная энергия его частично перейдет в тепло, частично высветится в виде флуоресценции.

Часть «возбужденных» электронов присоединяется к ионам водорода. В клетке всегда имеется некоторое количество H^+ и OH^- ионов, так как в водном растворе часть молекулы воды находится в диссоциированном состоянии:

$$H_2O=H^++OH^- \qquad (1)$$

Электрон, «попав» в ион водорода, превращает его в атом водорода:

$$H^++\bar{e}=H \qquad (2)$$

Ион гидроксила, оставшийся без противоиона, тотчас же передает свой электрон другим молекулам и ионам и превращается в свободный радикал OH:

$$OH^-=\bar{e}+OH \qquad (3)$$

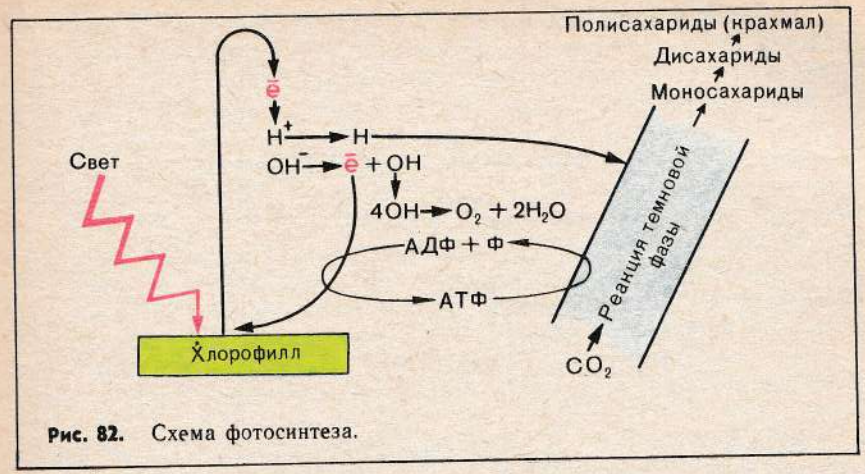


Рис. 82. Схема фотосинтеза.

Свободные атомы водорода и OH-радикалы в химическом отношении исключительно активны. Атомы водорода сразу же перехватываются всегда присутствующими в клетке молекулами органических веществ, которые легко присоединяют водород и так же легко передают его другим молекулам. Эти органические вещества поэтому и называют переносчиками водорода. Свободные OH-радикалы взаимодействуют друг с другом, причем образуются молекулярный кислород и вода:

$$4OH=O_2+2H_2O \qquad (4)$$

Просуммировав реакции 1, 2, 3 и 4, получим:

$$2H_2O=O_2+4H$$

Таким образом, в итоге молекулярный кислород, образующийся при фотосинтезе, возникает в результате разложения воды под влиянием световой энергии.

Процесс разложения веществ под влиянием света называют *фотолизом*. По своему механизму фотолиз воды сходен с электролизом воды. Вспомните, что при пропускании электрического тока через водный раствор ионы водорода получают электроны от катода и превращаются в атомы водорода, а OH-ионы, отдав электроны аноду, превращаются в свободные OH-радикалы, из которых образуются молекулярный кислород и вода.

Другая часть «возбужденных» электронов, а также электронов, отделяющихся от ионов гидроксилов (реакция 3), попадает в ферментную систему, катализирующую синтез АТФ и АДФ и неорганического фосфата (Ф) (в клетке всегда имеется некоторый запас АДФ и Ф), и энергия «возбужденных» электронов преобразуется в энергию макроэргической фосфатной связи:

$$АДФ+Ф=АТФ$$

Итак, избыточная энергия «возбужденных» электронов порождает два процесса: 1) фотолиз воды, 2) синтез АТФ. Эти реакции идут только на свету. Их осуществление является непосредственным результатом поглощения хлорофиллом световой энергии. Поэтому данную стадию фотосинтеза называют световой фазой. Дальнейшие синтетические процессы фотосинтеза протекают как на свету, так и в темноте. Поэтому комплекс этих реакций называют темновой фазой.

Темновая фаза фотосинтеза представляет собой ряд последовательных ферментативных реакций. Центральное место среди них занимает реакция связывания CO_2. Углекислота проникает в лист из атмосферы и включается в состав одного из промежуточных соединений. В конечном итоге образуются углеводы, сначала моносахариды (гексоза), затем ди- и полисахариды (крахмал).

Расщепление глюкозы сопровождается освобождением большого количества энергии (стр. 170). Следовательно, синтез глюкозы, происходящий в темновую фазу, представляет процесс, идущий с поглощением энергии. Для его осуществления используется энергия АТФ, синтезированная в световую фазу (рис. 82).

Далее нужно учесть, что из CO_2 в итоге возникают молекулы, имеющие состав $C_6H_{12}O_6$. Для синтеза такой частицы (с 6С) требуется, очевидно, $6CO_2$. Но тогда должны быть удалены лишние атомы кислорода, так как в CO_2 число атомов О вдвое больше, чем число атомов С, а в $C_6H_{12}O_6$ число С и О атомов равное. Для удаления кислорода используется водород, образовавшийся в световую фазу при фотолизе воды и находящийся в непрочном соединении с органическими молекулами — переносчиками водорода:

$$6CO_2+24H=C_6H_{12}O_6+6H_2O$$

Итак, в темновую фазу идет синтез углеводов, причем для его осуществления расходуется энергия химических соединений (АТФ) и атомов (Н), возникших в световую фазу в результате преобразования световой энергии Солнца.

В изучение роли света и хлорофилла в процессе усвоения CO_2 при фотосинтезе большой вклад внес крупнейший русский ученый К. А. Тимирязев. Ему принадлежат и непревзойденные работы по популяризации знаний по фотосинтезу, о котором он писал так: «Это процесс, от которого в конечной инстанции зависят все проявления жизни на нашей планете». Такое утверждение вполне обосновано, так как фотосинтез не только основной поставщик органических соединений, но и единственный источник свободного кислорода на Земле.

Общая продуктивность фотосинтеза громадна: ежегодно растительность Земли связывает 170 млрд. *т* углерода. Помимо того, растения вовлекают в синтез миллиарды тонн азота, фосфора, серы, кальция, магния, калия и других элементов. В результате ежегодно синтезируется около 400 млрд. *т* органических веществ.

При всей грандиозности масштабов природный фотосинтез — медленный и малоэффективный процесс: зеленый лист использует для фотосинтеза всего около 1% падающей на него солнечной энергии. Продуктивность фотосинтеза составляет примерно 1 *г* органических веществ на 1 $м^2$ площади листьев в час. Таким образом, летом 1 $м^2$ листвы вырабатывает примерно 15—16 *г* органических веществ за сутки.

Дыхание растений и фотосинтез. Растительные клетки, как и все другие клетки, постоянно дышат, т. е. поглощают кислород и выделяют углекислоту. Днем наряду с дыханием растительные клетки преобразуют световую энергию в химическую: они синтезируют органические вещества. При этом в качестве побочного продукта реакции выделяется молекулярный кислород. Количество кислорода, выделяемого растительной клеткой в процессе фотосинтеза, в 20—30 раз больше, чем поглощение его в одновременно идущем процессе дыхания. Днем, когда растения и дышат, и фотосинтезируют, они обогащают воздух кислородом, а ночью, когда фотосинтез прекращается, они только дышат, т. е. поглощают кислород и выделяют углекислоту.

Хемосинтез. Кроме клеток зеленых растений, автотрофность свойственна некоторым бактериям, у которых нет хлорофилла. Способ, с помощью которого они мобилизуют энергию для синтетических реакций, принципиально иной, нежели у растительных клеток. Этот тип автотрофов был открыт русским ученым-микробиологом С. Н. Виноградским. Для синтеза бактерий используют энергию химических реакций. Они обладают специальным ферментным аппаратом, позволяющим им преобразовывать энергию химических реакций, в частности энергию реакций окисления неорганических веществ, в химическую энергию синтезируемых органических соединений. Этот процесс называют *хемосинтезом*.

Наиболее известные автотрофы-хемосинтетики — нитрифицирующие бактерии. Источником энергии у одной группы этих бактерий служит реакция окисления аммиака в азотистую кислоту; другая группа использует энергию, выделяющуюся при окислении азотистой кислоты в азотную. Автотрофами-хемосинтетиками являются железобактерии и серобактерии. Первые из них используют энергию, выделяющуюся при окислении двухвалентного железа в трехвалентное, вторые окисляют сероводород до серной кислоты.

Роль автотрофов-хемосинтетиков очень велика, особенно нитрифицирующих бактерий. Они имеют важное значение для повышения урожайности, так как в результате их жизнедеятельности азот, находящийся в виде соединений, недоступных для усвоения растениями, превращается в соли азотной кислоты, которые хорошо ими усваиваются.

? **1. Какие клетки относятся к автотрофам, к гетеротрофам? 2. Напишите суммарное уравнение фотосинтеза и охарактеризуйте его основные этапы. 3. Что называют хемосинтезом? Каково его практическое значение?**

47. БИОСИНТЕЗ БЕЛКОВ

Любая живая клетка способна синтезировать белки, и эта способность представляет одно из наиболее важных и характерных ее свойств. С особенной энергией идет биосинтез белков в период роста и развития клеток. В это время активно синтезируются белки для построения клеточных органоидов, мембран. Синтезируются ферменты. Биосинтез белков идет интенсивно и во многих взрослых, т. е. закончивших рост и развитие, клетках, например в клетках пищеварительных желез, синтезирующих белки-ферменты (пепсин, трипсин), или в клетках желез внутренней секреции, синтезирующих белки-гормоны (инсулин, тироксин). Способность к синтезу белков присуща не только растущим или секреторным клеткам: любая клетка в течение всей жизни постоянно синтезирует белки, так как в ходе нормальной жизнедеятельности молекулы белков постепенно денатурируются, структура и функции их нарушаются. Такие пришедшие в негодность молекулы белков удаляются из клетки. Взамен синтезируются новые полноценные молекулы, в результате состав и деятельность клетки не нарушаются. Способность к синтезу белка передается по наследству от клетки к клетке и сохраняется ею в течение всей жизни.

Вопросы, как происходит синтез столь большой и сложной молекулы белка, как отбираются нужные аминокислоты, расставляются и соединяются в определенном и строгом порядке, еще недавно казались неразрешимыми. Эти вопросы в настоящее время в основном выяснены, и решение их представляет величайшее достижение биологии и биохимии XX в.

Основная роль в определении структуры белков принадлежит ДНК. Сами ДНК непосредственного участия в синтезе не принимают. ДНК содержится в ядре клетки, а синтез белков происходит в рибосомах, находящихся в цитоплазме. В ДНК только содержится и хранится информация о структуре белков.

На длинной нити ДНК следует одна за другой запись информации о составе первичных структур разных белков. Отрезок ДНК, содержащий информацию о структуре одного белка, называют *геном*. Молекула ДНК представляет собрание нескольких сот генов.

Чтобы разобраться в том, каким образом структура ДНК определяет структуру белка, приведем такой пример. Многие знают об азбуке Морзе, при помощи которой передают сигналы и телеграммы. По азбуке Морзе все буквы алфавита обозначены сочетаниями коротких и длинных сигналов — точками и тире. Буква А обозначается ·—, Б —··· и т. д. Собрание условных обозначений называют кодом или шифром. Азбука Морзе представляет собой пример кода. Получив телеграфную ленту с точками и тире, знающий код Морзе легко расшифрует написанное.

Макромолекула ДНК, состоящая из нескольких тысяч последовательно расположенных четырех видов нуклеотидов, представляет собой код, определяющий структуру ряда молекул белка. Так же как в коде Морзе каждой букве соответствует определенное сочетание точек и тире, так и в коде ДНК каждой аминокислоте соответствует определенное сочетание последовательно связанных нуклеотидов.

Код ДНК. Код ДНК удалось расшифровать почти полностью. Сущность кода ДНК состоит в следующем. *Каждой аминокислоте соответствует участок цепи ДНК из трех рядом стоящих нуклеотидов.* Например, участок Т—Т—Т соответствует аминокислоте лизину, отрезок А—Ц—А — цистеину, Ц—А—А — валину и т. д.

Допустим, что в гене нуклеотиды следуют в таком порядке:

А—Ц—А—Т—Т—Т—А—А—Ц—Ц—А—А—Г—Г—Г

Разбив этот ряд на тройки (триплеты), мы сразу расшифруем, какие аминокислоты и в каком порядке следуют в молекуле белка:

А—Ц—А	Т—Т—Т	А—А—Ц	Ц—А—А	Г—Г—Г
Цистеин	Лизин	Лейцин	Валин	Пролин

В коде Морзе всего два знака. Для обозначения всех букв, всех цифр и знаков препинания приходится брать на некоторые буквы или цифры до 5 знаков. Код ДНК проще. Разных нуклеотидов 4. Число возможных комбинаций из 4 элементов по 3 равно 64. Разных аминокислот всего 20. Таким образом, различных триплетов нуклеотидов с избытком хватает для кодирования всех аминокислот.

Транскрипция. Для синтеза белка в рибосомы должна быть доставлена программа синтеза, т. е. информация о структуре белка, записанная и хранящаяся в ДНК. Для синтеза белка в рибосомы направляются точные копии этой информации. Это осуществляется с помощью РНК, которые синтезируются на ДНК и точно копируют ее структуру. Последовательность нуклеотидов РНК точно повторяет последовательность нуклеотидов в одной из цепей гена. Таким образом, информация, содержащаяся в структуре данного гена, как бы переписывается на РНК. Этот процесс называют *транскрипцией* (лат. «транскрипция» — переписывание). С каждого гена можно снять любое число копий РНК. Эти РНК, несущие в рибосомы информацию о составе белков, называют *информационными* (и-РНК).

Для того чтобы понять, каким образом состав и последовательность расположения нуклеотидов в гене могут быть «переписаны» на РНК, вспомним принцип комплементарности, на основании которого построена двухспиральная молекула ДНК (рис. 50). Нуклеотиды одной цепи обусловливают характер противолежащих нуклеотидов другой цепи (стр. 128). Если на одной цепи находится А, то на том же уровне другой цепи стоит Т, а против Г всегда находится Ц. Других комбинаций не бывает. Принцип комплементарности действует и при синтезе информационной РНК. Как это происходит, видно на рисунке 86.

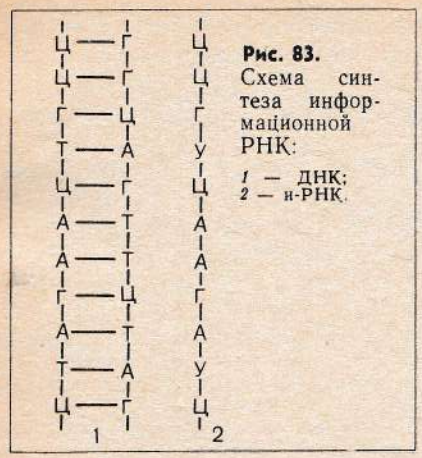


Рис. 83. Схема синтеза информационной РНК:
1 — ДНК;
2 — и-РНК.

Против каждого нуклеотида одной из цепей ДНК встает комплементарный к нему нуклеотид информационной РНК (в РНК вместо тимидилового нуклеотида (Т) присутствует уридиловый нуклеотид (У). Таким образом, против $Г_{днк}$ встает $Ц_{рнк}$, против $Ц_{днк}$ — $Г_{рнк}$, против $А_{днк}$ — $У_{рнк}$, против $Т_{днк}$ — $А_{рнк}$. В результате образующаяся цепочка РНК по составу и последовательности своих нуклеотидов представляет собой точную копию состава и последовательности нуклеотидов одной из цепей ДНК. Молекулы информационной РНК направляются к месту, где происходит синтез белка, т. е. к рибосомам. Туда же идет из цитоплазмы поток материала, из которого строится белок, т. е. аминокислоты. В цитоплазме клеток всегда имеются аминокислоты, образующиеся в результате расщепления белков пищи.

Транспортные РНК. Аминокислоты попадают в рибосому не самостоятельно, а в сопровождении транспортных РНК (т-РНК) (см. стр. 129). Молекулы т-РНК невелики — они состоят всего из 70—80 нуклеотидных звеньев. Их состав и последовательность для некоторых т-РНК уже установлены полностью. При этом выяснилось, что в ряде мест цепочки т-РНК обнаруживаются 4—7 нуклеотидных звеньев, комплементарных друг другу. На рисунке 84 такие участки обозначены буквами А, Б, В, Г. Наличие комплементарных последовательностей в молекуле приводит к тому, что эти участки при достаточном сближении слипаются друг с другом благодаря образованию водородных связей между комплементарными нуклеотидами. В результате возникает сложная петлистая структура, напоминающая по форме листок клевера. К одному из концов молекулы т-РНК присоединяется аминокислота (Д), а в верхушке «листка клевера» находится триплет нуклеотидов (Е), который соответствует по коду данной аминокислоте. Так как существует не менее 20 различных аминокислот, то, очевидно, имеется не менее 20 различных т-РНК: на каждую аминокислоту — своя т-РНК.

Реакция матричного синтеза. В живых системах мы встречаемся с новым типом реакций, наподобие редупликации ДНК (стр. 129), или реакцией синтеза РНК (стр. 129). Такие реакции неизвестны в неживой природе. Их называют реакциями *матричного синтеза*.

Термином «матрица» в технике обозначают форму, употребляемую для отливки монет, медалей, типографского шрифта: затвердевший металл в точности воспроизводит все детали формы, служившей для отливки. Матричный синтез напоминает отливку

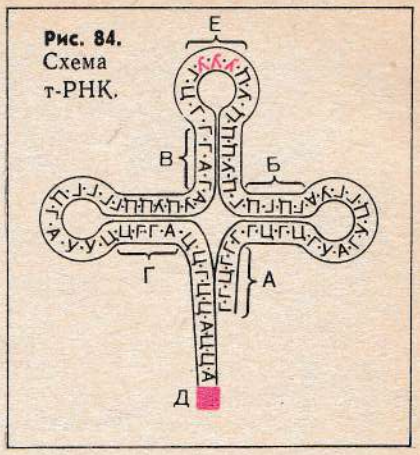


Рис. 84. Схема т-РНК.

на матрице: новые молекулы синтезируются в точном соответствии с планом, заложенным в структуре уже существующих молекул. Матричный принцип лежит в основе важнейших синтетических реакций клетки, таких, как синтез нуклеиновых кислот и белков. В этих реакциях обеспечивается точная, строго специфичная последовательность мономерных звеньев в синтезируемых полимерах. Здесь происходит направленное стягивание мономеров в определенное место клетки — на молекулы, служащие матрицей, где реакция протекает. Если бы такие реакции происходили в результате случайного столкновения молекул, они протекали бы бесконечно медленно. Синтез сложных молекул на основе матричного принципа осуществляется быстро и точно.

Роль матрицы в матричных реакциях играют макромолекулы нуклеиновых кислот ДНК или РНК. Мономерные молекулы, из которых синтезируется полимер, — нуклеотиды или аминокислоты — в соответствии с принципом комплементарности располагаются и фиксируются на матрице в строго определенном, заданном порядке. Затем происходит «сшивание» мономерных звеньев в полимерную цепь, и готовый полимер сбрасывается с матрицы. После этого матрица готова к сборке новой полимерной молекулы. Понятно, что как на данной форме может производиться отливка только какой-то одной монеты, одной буквы, так и на данной матричной молекуле может идти «сборка» только какого-то одного полимера.

Матричный тип реакций — специфическая особенность химизма живых систем. Они являются основой фундаментального свойства всего живого — его способности к воспроизведению себе подобного.

Трансляция. Информация о структуре белка, записанная в и-РНК в виде последовательности нуклеотидов, переносится далее в виде последовательности аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Этот процесс называют *трансляцией* (лат. «трансляциа» — перенесение, перевод). Для того чтобы разобраться в том, как в рибосомах происходит трансляция, т. е. перевод информации с языка нуклеиновых кислот на язык белков, обратимся к рисунку 85. Рибосомы на рисунке изображены в виде яйцевидных тел, унизывающих и-РНК. Первая рибосома вступает на нитевидную молекулу и-РНК с левого конца и начинает синтез белка. По мере сборки белковой молекулы рибосома ползет по и-РНК (на рисунке слева направо). Когда рибосома продвинется вперед на 50—100 А, с того же конца на и-РНК вхо-

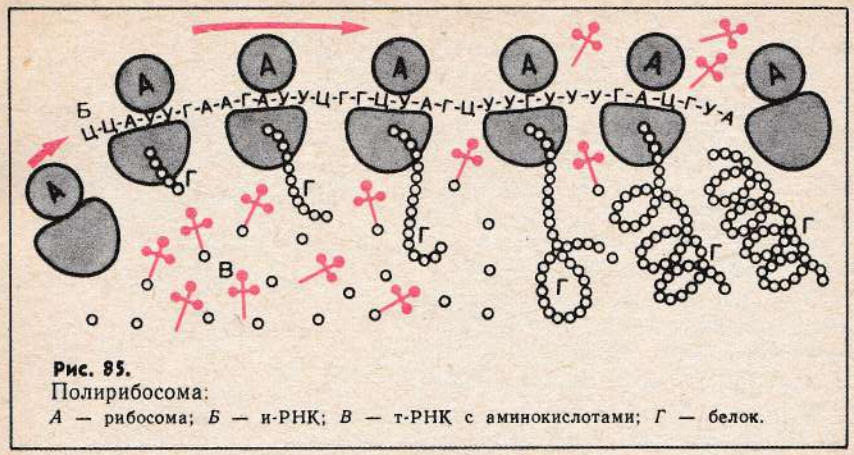


Рис. 85.
Полирибосома:
А — рибосома; *Б* — и-РНК; *В* — т-РНК с аминокислотами; *Г* — белок.

дит вторая рибосома, которая, как и первая, начинает синтез и движется вслед за первой рибосомой. Затем на и-РНК вступает третья рибосома, четвертая и т. д. Все они выполняют одну и ту же работу: каждая синтезирует один и тот же белок, запрограммированный на данной и-РНК. Чем дальше вправо продвинулась рибосома по и-РНК, тем больший отрезок белковой молекулы «собран». Когда рибосома достигает правого конца и-РНК, синтез окончен. Рибосома с образовавшимся белком сходит с и-РНК. Затем они расходятся: рибосома — на любую и-РНК (так как она способна к синтезу любого белка; характер белка зависит от матрицы), белковая молекула — в эндоплазматическую сеть и по ней перемещается в тот участок клетки, где требуется данный вид белка. Через короткое время заканчивает работу вторая рибосома, затем третья и т. д. А с левого конца и-РНК на нее вступают все новые и новые рибосомы, и синтез белка идет непрерывно. Число рибосом, умещающихся одновременно на молекуле и-РНК, зависит от длины и-РНК. Так, на молекуле и-РНК, которая программирует синтез белка гемоглобина и длина которой около 1500 Å, помещается до пяти рибосом (диаметр рибосомы приблизительно равен 230 Å). Группу рибосом, помещающуюся одновременно на одной молекуле и-РНК, называют *полирибосомой.*

Теперь остановимся подробнее на механизме работы рибосомы. Обратимся к рисунку 86. Рибосома во время движения по и-РНК в каждый данный момент находится в контакте с небольшим участком ее молекулы. Возможно, размер этого участка составляет всего один триплет нуклеотидов. Рибосома передвигается по и-РНК не плавно, а прерывисто, «шажками», триплет за триплетом. На некотором расстоянии от места контакта рибосомы с и-РНК находится пункт «сборки» белка: здесь помещается и работает фермент *белок-синтетаза,* создающий полипептидную цепь, т. е. образующий пептидные связи между аминокислотами.

Сам механизм «сборки» белковой молекулы в рибосомах осуществляется следующим образом. В каждую рибосому, входящую в состав полирибосомы, т. е. движущуюся по и-РНК, из окружающей среды непрерывным потоком идут молекулы т-РНК с «навешенными» на них аминокислотами. Они проходят, задевая своим кодовым концом место контакта рибосомы с и-РНК, дотрагиваются до триплета нуклеотидов и-РНК, который в данный момент находится в рибосоме. Противоположный конец т-РНК (несущий аминокислоту) оказывается при этом вблизи пункта «сборки» белка. Однако только в том случае, если кодовый триплет т-РНК окажется комплементарным к триплету и-РНК (находящемуся в данный момент в рибосоме), аминокислота, доставленная т-РНК, попадет в состав молекулы белка и отделится от т-РНК. Тотчас же рибосома делает «шаг» вперед по и-РНК на один триплет, а свободная т-РНК выбрасывается из рибосомы в окружающую среду. Здесь она захватывает новую молекулу аминокислоты и несет ее в любую из работающих ри-

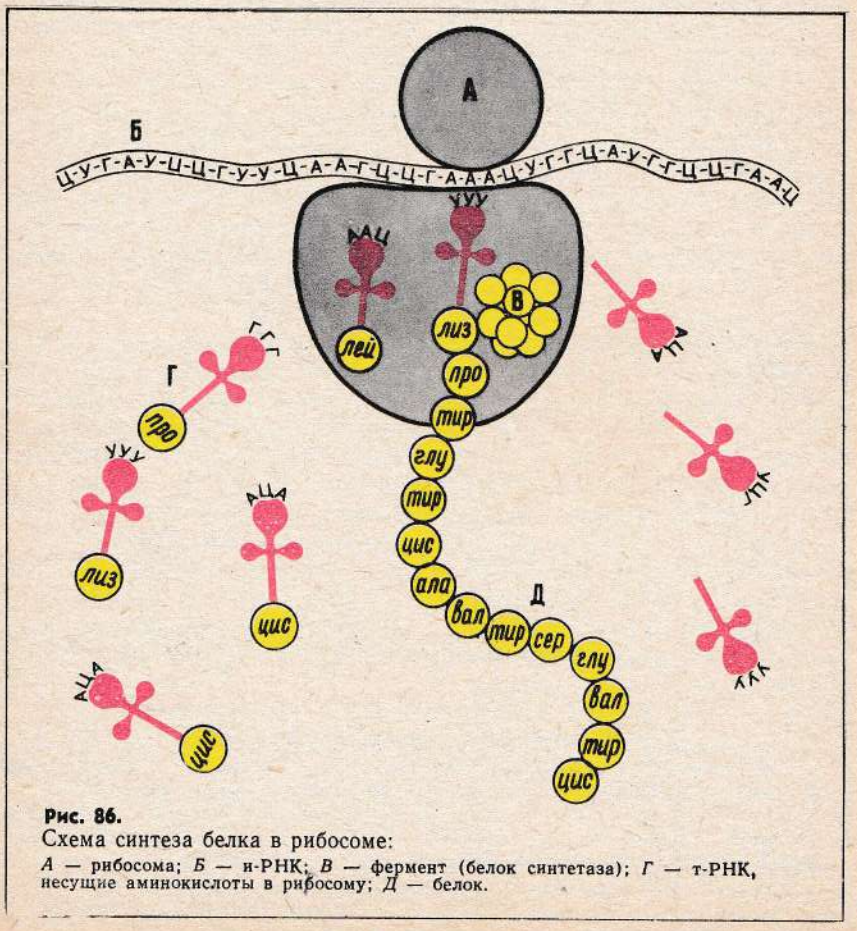


Рис. 86.
Схема синтеза белка в рибосоме:
А — рибосома; *Б* — и-РНК; *В* — фермент (белок синтетаза); *Г* — т-РНК, несущие аминокислоты в рибосому; *Д* — белок.

босом. Так постепенно, триплет за триплетом, движется по и-РНК рибосома и растет звено за звеном — полипептидная цепь. Так работает рибосома — этот удивительный органоид клетки, который с полным правом называют «молекулярным автоматом» синтеза белка.

В лабораторных условиях искусственный синтез белка требует огромных усилий, много времени и средств. А в живой клетке синтез одной молекулы белка завершается в 1—2 мин.

Роль ферментов в биосинтезе белка. Не следует забывать, что ни один шаг в процессе синтеза белка не идет без участия ферментов. Все реакции белкового синтеза катализируются специальными ферментами. Синтез и-РНК ведет фермент, который «ползет» вдоль молекулы ДНК от начала гена до его конца и оставляет позади себя готовую молекулу и-РНК. Ген в этом процессе дает только программу для синтеза, а сам процесс осуществляет фермент. Без участия ферментов не происходит и соединения аминокислот с т-РНК. Существуют особые ферменты, обеспечивающие захват и соединение аминокислот с их т-РНК. Наконец, в рибосоме в процессе сборки белка работает фермент, сцепляющий аминокислоты между собой.

Энергетика биосинтеза белка. Еще одной очень важной стороной биосинтеза белка является его энергетика. Любой синтетический процесс представляет собой эндотермическую реакцию и, следовательно, нуждается в затрате энергии. Биосинтез белка представляет цепь синтетических реакций: 1) синтез и-РНК; 2) соединение аминокислот с т-РНК; 3) «сборку белка». Все эти реакции требуют энергетических затрат. Энергия для синтеза белка доставляется реакцией расщепления АТФ. Каждое звено биосинтеза всегда сопряжено с распадом АТФ.

Компактность биологической организации. При изучении роли ДНК выяснилось, что явление записи, хранения и передачи наследственной информации осуществляется на уровне молекулярных структур. Благодаря этому достигается поразительная компактность «рабочих механизмов», величайшая экономичность их размещения в пространстве. Известно, что содержание ДНК в одном сперматозоиде человека равно $3{,}3 \cdot 10^{-12}$ *г*. Такое же количество ДНК содержится в яйцеклетке человека. Следовательно, в $6{,}6 \cdot 10^{-12}$ *г* ДНК содержится вся информация, определяющая развитие человека. Подсчитано, что все оплодотворенные яйцеклетки, из которых развились все люди, живущие ныне на Земле, содержат столько ДНК, сколько ее умещается в объеме булавочной головки.

1. Что называют кодом ДНК? 2. Какую роль играет ДНК в процессе биосинтеза белка? 3. Какое звено биосинтеза белка называют транскрипцией, а какое — трансляцией? 4. На фрагменте ДНК, имеющем состав Ц — А — Т — Г — Г — Ц — Т — А — Г, синтезирован фрагмент и-РНК. Укажите его состав. 5. На каких структурах протекает синтез белка в клетке? 6. За счет какой энергии происходит биосинтез белка?

48. АВТОРЕГУЛЯЦИЯ ХИМИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ КЛЕТКИ

Любой клетке, как и всякой живой системе, присуща способность сохранять свой состав и все свои свойства на относительно постоянном уровне. Так, например, содержание АТФ в клетках составляет около 0,04%, и эта величина стойко удерживается, несмотря на то, что АТФ постоянно расходуется в клетке в процессе жизнедеятельности. Другой пример. Реакция клеточного содержимого слабощелочная, и эта реакция устойчиво удерживается, несмотря на то что в процессе обмена веществ постоянно образуются кислоты и основания. Стойко удерживается на определенном уровне не только химический состав клетки, но и другие ее свойства. Высокую устойчивость живых систем нельзя объяснить свойствами материалов, из которых они состоят, так как белки, жиры и углеводы обладают незначительной устойчивостью. Устойчивость живых систем активна, она обусловлена сложными процессами координации и регуляции.

Рассмотрим, например, каким образом поддерживается постоянство содержания АТФ в клетке. АТФ расходуется клеткой при осуществлении ею какой-либо деятельности. Синтез АТФ происходит в результате процессов бескислородного и кислородного расщепления глюкозы (стр. 167). Очевидно, постоянство содержания АТФ достигается благодаря точному уравновешиванию обоих процессов — расхода АТФ и ее синтеза. При снижении количества АТФ в клетке включаются процессы бескислородного и кислородного расщепления глюкозы, в ходе которых АТФ синтезируется. Когда уровень АТФ достигнет нормы, синтез АТФ притормаживается.

Включение и выключение процессов, обеспечивающих поддержание нормального состава клетки, происходит в ней автоматически. Такую регуляцию называют *саморегуляцией* или *авторегуляцией*.

Основой регуляции деятельности клетки являются процессы информации, т. е. сигналы. Сигналом служит изменение, возникающее в каком-нибудь звене системы. В ответ на сигнал включается процесс, в результате которого возникшее изменение устраняется. Когда нормальное состояние системы восстановлено — это служит новым сигналом для выключения процесса.

Понижение содержания АТФ в клетке представляет сигнал, включающий процесс синтеза АТФ. Когда концентрация АТФ достигнет нормы — это новый сигнал, приводящий к выключению синтеза АТФ.

По своему механизму сигнализация в клетке носит химический характер: сигналом служит химическое вещество — появление его или изменение его концентрации.

Прием сигналов, передача их и ответные реакции на сигнализацию осуществляются ферментами.

1. На чем основан механизм авторегуляции клетки? 2. Каким образом в клетке поддерживается определенное содержание АТФ, несмотря на постоянную трату ее в процессе жизнедеятельности?

ГЛАВА IX.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

49. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ЖИЗНИ

Наблюдая окружающую природу, человек с незапамятных времен разделил ее на мир живых и неживых тел. К живым относятся люди, животные, растения; к неживым — камни, песок, вода, а также трупы животных и растений. Чем же отличаются живые тела от неживых?

Многие считают характерным свойством живого тела его способность к движению. После смерти оно утрачивает подвижность. Однако этот признак не надежен, так как существует множество неподвижных живых тел, например губки, почти все растения. С другой стороны, известен ряд тел, способных к активному движению, но, несомненно, неживых, например все движущиеся машины и механизмы, созданные человеком.

Другим признаком, считающимся характерным для живых организмов, является их способность к дыханию. После смерти дыхание исчезает. Однако этот критерий также недостаточен, так как, с одной стороны, известны организмы, совершенно непотребляющие кислорода (некоторые паразитические черви кишечника, многие простейшие и микробы), а с другой стороны, существуют неживые системы, активно поглощающие кислород и выделяющие углекислоту (горящая свеча, работающий бензиновый двигатель). Любая реакция окисления органических веществ сопровождается поглощением кислорода и выделением углекислого газа.

Еще один признак живых тел — это способность их к размножению. Действительно, способность к порождению себе подобных очень характерное свойство живого. Однако и этот признак не может считаться постоянным и верным признаком жизни, так как, с одной стороны, существует ряд, несомненно, живых существ, неспособных к воспроизведению потомства, например рабочие пчелы, мулы или кастрированные животные; с другой стороны, современная техника (техническая кибернетика) может конструировать и создавать машины, способные производить подобные себе машины.

Мы выбрали три признака и видим, что ни один из них не является вполне характерным для живых тел и не может быть использован в качестве определения жизни.

Основоположник научного коммунизма Фридрих Энгельс в книге «Анти-Дюринг» указывает на успехи, достигнутые естествознанием, и дает следующее, ставшее классическим определение жизни: *«Жизнь есть способ существования белковых тел,* и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел». Как видите, Энгельс не ограничивается одним лишь указанием на признаки жизни, но он подчеркивает самые существенные ее черты. Определение Энгельса состоит из двух частей. В первой указывается на характерное для живых тел, резко отличающее их от неживых тел, — на содержание в них белка. Белки являются главной и постоянной составной частью всех без исключения живых систем, от самых примитивных до самых сложных и высокоорганизованных. «Повсюду, где мы встречаем жизнь, — пишет Энгельс, — мы находим, что она связана с каким-либо белковым телом, и повсюду, где мы встречаем какое-либо белковое тело, не находящееся в процессе разложения, мы без исключения встречаем и явления жизни».

Но белки — вещества с легко изменяемой структурой. Для живого состояния характерно присутствие не любого белка (труп состоит также из белка), но лишь белка, сохраняющего свою уникальную конфигурацию, свою первичную, вторичную и третичную структуры, с присущими ему природными свойствами. При умирании организма белки его утрачивают натуральную структуру, макромолекулы развертываются и белки переходят в денатурированное состояние. Для поддержания белка в природной, присущей живому состоянию форме, необходимо наличие условий, при которых может быть устойчивой природная форма белка. Во второй части определения Энгельс говорит о способе существования белка. Этот способ — обмен веществ, при помощи которого создаются и поддерживаются условия для сохранения белка в природном состоянии в живой системе и выполнения присущих ему функций. Определение жизни, сформулированное Энгельсом, прекрасное по форме и глубокое по содержанию, оказало существенное влияние на развитие исследований белка как основного субстрата жизни и до сих пор пользуется широким признанием.

После опубликования «Анти-Дюринга» прошло уже более 90 лет. За этот период в разных областях естествознания, в том числе биологии, были сделаны крупные открытия. В связи с этим многие ученые считают необходимым сформулировать новые определения жизни, в которых бы отразились современные достижения биологии.

В новых определениях жизни прежде всего нашли отражение результаты проникновения в биологию точных наук: физики, математики, химии, кибернетики. Так, например, почти во всех новых определениях жизни одним из первых пунктов является указание на то, что живое тело — это открытая система. Понятие «открытая система» заимствовано из физики. Под открытыми системами понимают динамические (не находящиеся в покое) системы, устойчивые при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне. Живое тело представляет собой открытую систему, так как оно существует, пока в него поступают энергия и материя в виде пищи из внешней среды, а отбросы выделяются в окружающую среду. Так как любое живое тело, от простейшего до самого сложного, — открытая система, то, очевидно, разумно ввести эту характеристику в определение жизни.

Второе универсальное свойство живых тел — это их способность к авторегуляции, т. е. автоматически сохранять и поддерживать постоянство своего состава и свойства.

Третья особенность живых тел — это специфика их химического состава. Кроме белка, значение которого для жизни уже выдвинул Энгельс, существенной и постоянной составной частью живых тел служат нуклеиновые кислоты. В определении жизни поэтому, кроме указания на роль белка в построении живых систем, подчеркивается также значение и нуклеиновых кислот. Приведем одно из современных определений жизни (его автор советский ученый М. В. Волькенштейн).

«Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот».

Обратите внимание на оговорку, сделанную автором этого определения: «Живые тела, существующие на Земле...» Очевидно, не исключается возможность, что на других планетах могут быть обнаружены живые тела, существенно отличающиеся от земных.

1. Приведите определение понятия жизни по Ф. Энгельсу. 2. Приведите одно из известных вам современных определений жизни.

50. ОТСУТСТВИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ В ОТДАЛЕННЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ПЛАНЕТЫ

В первый период существования Земли на ней не было и не могло быть жизни. Как известно, жизнь возможна при наличии определенных условий. Одним из таких условий является температура среды. Подавляющее большинство организмов способно активно существовать в сравнительно узкой зоне температур, примерно от —20 до +50°С. Отклонения в обе стороны от этой зоны опасны для жизни.

По данным современной космологии, температура планет, в том числе и Земли, в начальный период их существования достигала 100°С и выше.

Земля в начальный период своего существования была мертва и бесплодна. Она была абсолютно стерильна. Тем не менее на этой Земле возникла жизнь, появились первые организмы со всеми признаками жизни: с обменом веществ, раздражимостью, способностью к размножению, к эволюции и т. д. Можно предполагать, что это величайшее событие в истории Земли — возникновение на ней жизни — произошло примерно 2—3 млрд. лет назад.

Как выглядел первенец жизни, неизвестно. Явился он в одном экземпляре и затем размножился или в разных местах Земли первые существа в то время возникали массами, неведомо. Возник ли живой организм на Земле один раз или на протяжении длинной истории Земли на ней не раз еще появлялись организмы, давшие начало разным фаунам и флорам, — новая загадка. Все эти вопросы остаются пока без ответа и ждут своих исследователей.

Основная сложность проблемы происхождения жизни на Земле состоит, однако, в том, что, по данным современной биологии, любое живое существо рождается только от своих родителей, т. е. от живых же существ. Появление первобытного организма произошло явно каким-то иным способом: он возник, как выше сказано, на стерильной Земле, до него ничего живого на Земле еще не было. Как же это могло произойти?

Следует учитывать, что на этот вопрос исчерпывающего ответа еще нет. Несмотря на замечательные успехи биологических, химических и физических наук, на подробное и всестороннее знание структурных биохимических и функциональных основ жизненного процесса, наука еще не располагает данными, чтобы решить этот вопрос точно и убедительно.

1. Какие существуют мнения о том, что в начальный период существования Земли на ней не было и не могло быть жизни? 2. В чем состоит сложность и интерес вопроса о происхождении жизни на Земле?

51. ДОНАУЧНЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЖИЗНИ

В античное время и в средние века уровень знаний по биологии был очень низким. Серьезные выводы делались на основании поверхностных и недостоверных наблюдений. Широким признанием и распространением пользовалось учение о зарождении живых существ из неживого материала. В то время были широко распространены взгляды, что лягушки в пруде возникают из ила или тины, черви — из навоза, а мухи, тараканы, клопы — из грязи и отбросов. Подобные представления царили в головах не только простых, необразованных людей, но они выдвигались и защищались учеными, что способствовало распространению и укреплению этих взглядов. Так, например, видный фламандский ученый ван Гельмонт (1575—1640) в своей книге указывает на возможность зарождения мышей из грязного белья. Другой крупный ученый той же эпохи — врач-алхимик Парацельс (1485—1540) — опубликовал способ искусственного приготовления человека (гомункулюса).

Нам сейчас кажутся весьма удивительными и даже забавными подобные идеи, но в то время к ним относились с полным доверием. Для того чтобы понять это, нужно представить себе ту эпоху, ее обстановку, ее философию. Это было время расцвета религии. Для верующего человека вопрос о происхождении жизни решается просто: она является божественным творением, т. е. чудом. Наряду с религией в эпоху средневековья получили значительное развитие ложные «науки»: алхимия, астрология, черная магия. Люди верили в существование «камня мудрецов» (философского камня), обладание которым будто бы наделяет

человека безграничным могуществом, способностью превращать дешевые металлы в золото, воду — в вино, старость — в молодость. Законы природы не были известны. Считалось принципиально возможным осуществление любого, самого фантастического замысла, для чего, как полагали, требовалось только знание рецепта и педантичное выполнение всех предписаний.

Ложные представления в биологии оказались, однако, очень живучими. В XVII—XVIII вв., когда уже были открыты дифференциальное и интегральное исчисления в математике, законы механики в физике, основные законы химии, многие биологи вполне серьезно считали, что черви самопроизвольно зарождаются в гнилом мясе. В связи с этим следует высоко оценить усилия отдельных ученых, сумевших противопоставить суеверию и невежеству факты истинной науки.

? **1. Как представляли себе происхождение организмов на Земле ученые в Древней Греции, в средние века? 2. Как можно объяснить отставание биологии по сравнению с высоким уровнем развития математики, физики, химии в недалеком прошлом?**

52. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА НЕВОЗМОЖНОСТИ САМОПРОИЗВОЛЬНОГО ЗАРОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ В СОВРЕМЕННУЮ ЭПОХУ

Итальянский врач Франческо Реди в 1668 г. опубликовал результаты следующих простых опытов. В 8 стеклянных сосудов он положил по куску свежего мяса, 4 сосуда оставил открытыми, а 4 других накрыл марлей. Через несколько дней в загнившем мясе появились «черви» (личинки мух). Однако они появились только на мясе, лежавшем в открытых сосудах. На мясе в сосудах, прикрытых марлей, червей не было. Это свидетельствует о том, что «черви» зарождаются не из самого мяса (как это было принято считать), а из яиц, отложенных в мясе мухами. Это был неотразимый удар по представлению о самопроизвольном зарождении. Взгляды о самопроизвольном зарождении держались особенно долго в области микробиологии. Если мясной бульон, или раствор сахара, или еще какой-нибудь подобный органический отвар или раствор поставить в теплое место, все равно в открытых или закрытых сосудах, в них через несколько дней кишат микробы. Микробы находятся повсюду: в воде, воздухе, земле, в пыли, среди других организмов; они появляются всегда при гниении и брожении. Казалось бесспорным, что вся природа проникнута жизнью, и жизнь проявляется всегда при подходящих условиях тепла и влажности.

Невозможность самопроизвольного зарождения микроорганизмов была доказана молодым украинским ученым М. М. Тереховским (1775). Он показал, что если мясной бульон прокипятить и сосуд запаять, то в нем никаких микробов не появится. Этот опыт, казалось бы, вполне ясно говорил против самопроизвольного зарождения микробов. Однако ученые в то время сочли данные Тереховского неубедительными, так как полагали, что

для зарождения жизни необходимо будто бы присутствие свежего воздуха.

Рис. 87.
Пастеровская колба.

Вопрос был окончательно решен спустя еще 85 лет. Исключительный интерес вопроса о происхождении жизни и о возможности самозарождения микробов побудил Парижскую академию наук в 1860 г. назначить премию за работу, содержащую разрешение этого вопроса. Премия была присуждена химику и бактериологу, замечательному экспериментатору Луи Пастеру. Пастер поместил бульон в склянку с длинным узким горлышком S-образной формы (рис. 87). Теперь воздух в сосуд проходил свободно, но микробы из воздуха проникнуть в него не могли, так как они должны были осесть в S-образном колене горлышка. Затем Пастер прокипятил бульон, чтобы убить всех находившихся в нем микробов. После этого сосуды были оставлены в спокойном месте. Проходили месяцы, и содержимое сосудов оставалось стерильным. Стоило, однако, один из таких сосудов повернуть так, чтобы содержавшимся в нем бульоном обмыть S-образное колено горлышка и жидкость обратно стекла в колбу, в ней вскоре же начиналось гниение. Это происходило потому, что в бульон попадали споры и живые микробы, находившиеся в S-образной части горлышка.

Таким образом, невозможность самопроизвольного зарождения микроорганизмов была убедительно и окончательно доказана.

Работы Пастера получили широкую известность и всеобщее признание. Во многом этому способствовало их крупное практическое значение. На основе их были созданы методы стерилизации, разработано учение об асептике и антисептике, при внедрении которых в медицину резко снизились осложнения и смертность после хирургических операций. Велико было значение этих работ и для развития консервной промышленности.

После работ Реди, Тереховского, Пастера было единодушно и безоговорочно признано, что любой организм, от самого примитивного до самого сложного и высокоорганизованного, рождается только от своих родителей, т. е. от живых организмов. Но сразу встал вопрос: каким образом возникла жизнь на Земле, на которой до этого ничего живого не было?

? **1. Каково практическое значение работ Пастера?**

53. НАУЧНЫЙ ПЕРИОД ИССЛЕДОВАНИЯ ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Результаты опытов Пастера убедили научный мир в невозможности самопроизвольного зарождения жизни из неживого в настоящее время. Сам Пастер и многие его современники из этих данных сделали вывод, что зарождение живого из неживого невозможно никогда и ни при каких условиях.

Гипотеза вечности жизни. Для того чтобы все же объяснить, каким образом могла возникнуть жизнь на Земле, была предложена гипотеза вечности жизни, сущность которой состояла в том, что зародыши жизни (споры растений и микроорганизмов) будто бы рассеяны в космическом пространстве и переносятся с планеты на планету. Горячим сторонником этого взгляда выступил выдающийся ученый конца XIX в. физикохимик С. Аррениус — создатель теории электролитической диссоциации. Эту же точку зрения разделял крупный советский ученый, биогеохимик, акад. В. И. Вернадский. Существует ряд сторонников этого взгляда и в настоящее время. Они указывают, что Земля и окружающие ее планеты никогда не были полностью изолированы друг от друга. Напротив, между ними всегда существовали связь и обмен материей. В среднем на Землю падает около 1 *т* метеоритного вещества в сутки. Еще больше оседает пыли — до 250 *т*/сут. Ряд ученых полагают, что вместе с метеоритами и пылью на Землю могут проникнуть живые и жизнеспособные организмы: споры, пыльца растений, микроорганизмы и т. д. Аррениус высказал предположение, что мельчайшие зародыши жизни могли бы переноситься в космическом пространстве с громадными скоростями, достигающими нескольких тысяч километров в секунду под давлением света.

Против гипотезы о переселении жизни на Землю с других планет были выдвинуты многочисленные возражения. Многие считали, что при перенесении организмов в космическом пространстве они будут убиты ультрафиолетовыми лучами, интенсивность которых в космосе очень велика, и низкой температурой космического пространства. Но если бы даже было доказано, что на Землю могут попадать живые организмы с метеоритами и, следовательно, возможно, что жизнь на Земле возникла путем заноса ее с других планет, каким же образом возникла жизнь на этих, других планетах? По данным космологии, история возникновения и история развития планет близки между собой. Они проходят стадию раскаленных тел, и существование белков и жизни в таких условиях невозможно. Каким же образом возникла жизнь на этих планетах? Приняв, таким образом, гипотезу о переселении жизни с планеты на планету, мы фактически уходим от решения вопроса о происхождении жизни. Вот почему эта гипотеза, хотя и не лишена правдоподобия, не пользуется признанием биологов.

Гипотеза акад. А. И. Опарина о происхождении жизни из неорганической материи. Интереснее другая точка зрения, согласно которой жизнь возникла на самой Земле из неорганической, т. е. неживой, материи. Эта гипотеза разработана главным образом советским ученым, акад. А. И. Опариным: на Земле и на других планетах на одном из этапов их длительной эволюции возникают условия, при которых становится возможным и даже неизбежным возникновение жизни.

Примерно 5 миллиардов лет назад в центре блуждавшего в Космосе гигантского газово-пылевого облака вспыхнула новая звезда — наше Солнце. В состав Солнца вошло почти 0,99 массы газово-пылевой материи. Оставшаяся часть удерживалась у Солнца гравитационными силами. Она вращалась вокруг Солнца, уплотнялась, уплощалась и приняла форму диска. Ближайшая к Солнцу часть газово-пылевого диска сильно согревалась. Поэтому из этого района улетучивался газ и возникшие здесь планеты (Меркурий, Венера, Земля и Марс) сформировались из нелетучих веществ — силикатов, металлов, окислов металлов, сульфидов, карбидов. В более отдаленных планетах, где радиация Солнца была слабой и царил холод, сохранились и газовый и пылевой компоненты.

Земля поначалу была холодная, но в дальнейшем, благодаря распаду содержащихся в ней радиоактивных элементов, она стала разогреваться. В недрах ее температура достигала 1000° С и выше. При такой температуре твердые породы плавились и соответственно плотности распределялись: самые тяжелые — вниз, более легкие — в середину, а самые легкие — на поверхность.

Вещества Земли на этой стадии ее развития вступали между собой в химические реакции, скорость которых увеличивалась с повышением температуры. Среди продуктов реакций было много газов. Под громадным давлением они вырывались на поверхность Земли и образовали ее первичную атмосферу. Состав ее, возможно, был сходен с составом газов, выделяющихся из действующих в наше время вулканов. В них содержится много водяного пара (H_2O), двуокиси углерода (CO_2), окись углерода (CO), сероводород (H_2S), аммиак (NH_3), метан (CH_4) и др. Молекулярного кислорода здесь почти нет: этот активный элемент окисляет различные вещества и не достигает поверхности Земли. Свободный кислород появился в атмосфере Земли позднее, когда возникла жизнь и развился процесс фотосинтеза. Молекулярного азота (N_2) в первичной атмосфере Земли также, по-видимому, не было. Он образовался позже в результате окисления аммиака кислородом. Обращают на себя внимание содержащиеся в первичной атмосфере Земли соединения углерода — основного элемента органических веществ. Они образуются, вероятно, при взаимодействии карбидов (соединений углерода с металлами) с водою, в результате чего возникает метан (CH_4) и другие углеводороды.

Когда интенсивность радиоактивных, радиохимических и химических процессов пошла на убыль, началось охлаждение планеты. Но поверхность ее еще долго оставалась горячей. Она часто вспучивалась от взрывов, сотрясавших ее недра. В раз-

ных местах образовывались кратеры и из них изливалась масса расплавленной лавы, извергались раскаленные газы. Образовывались горы и глубокие впадины.

Когда температура на поверхности Земли стала ниже 100°С, начались проливные дожди. Они шли день и ночь в течение тысячелетий, вода наполняла впадины на земной поверхности, образовывались моря и океаны. В горячей дождевой воде растворялись NH_3, CO_2, CH_4, HCN из атмосферы, а также соли и другие вещества, вымываемые из поверхностных слоев Земли.

В ту далекую эпоху Солнце светило ярче, чем теперь; излучение Солнца представляло мощный источник энергии. Грозы в то время были часты и необычны по своей силе, и в поверхность Земли то и дело ударяли молнии. В таких условиях между веществами, растворенными в первобытном океане, неизбежно должны были происходить химические реакции, в результате которых могли образоваться органические соединения.

Абиогенный синтез органических соединений. *Первым шагом на пути возникновения жизни на Земле стал небиологический* (абиогенный) *синтез органических молекул из неорганических.*

Для изучения химических реакций, которые могли происходить на Земле в условиях, существовавших на ней несколько миллиардов лет назад, американский химик Миллер сконструировал аппарат, устройство которого показано на рисунке 88. В аппарат (через кран *А*) вводили вещества, которые могли находиться в воде первобытного океана: H_2O, CO_2, NH_3, CH_4. Колбу *Б* подогревали, и вода в ней кипела, водяной пар заполнял аппарат, температура в нем поддерживалась около 80°С. В расширенной части аппарата в стенки впаяли два электрода и пропускали ток, дающий искровые разряды. В холодильнике водяной пар конденсировался в воду, которая стекала обратно в колбочку. Аппарат хорошо герметизирован и работал непрерывно в течение многих часов. Уже в первые дни было отмечено изменение цвета жидкости в колбочке: из бесцветной она стала желтой, а к исходу недели — темно-коричневой. При анализе раствора в нем было обнаружено присутствие большого числа органических соединений: спиртов, альдегидов, кислот, сахаров, аминокислот и др. Сходные результаты были получены советскими учеными А. Г. Пасынским и Т. Е. Павловской. Они исследовали влияние фактора, действие которого в начальные периоды существования Земли было, вероятно, еще большим, чем электрические разряды, — ультрафиолетового излучения.

Таким образом, на Земле в древнюю эпоху могло происходить образование органических соединений из неорганических. Органические молекулы вступали во взаимодействие друг с другом и образовывали более сложные соединения. В течение миллионов лет возникали и разрушались бесчисленные варианты новых соединений, от простых до самых сложных и высокомолекулярных. Среди них могли быть, по-видимому, вещества любых классов органических соединений: углеводы, жиры, белки, нуклеиновые кислоты.

Органические вещества накапливались в воде первобытного океана. Они находились там вначале в виде очень разбавленного раствора. Но для жизни характерно не однородное распределение вещества, а сгущение его и образование индивидуальных, обособленных от внешней среды систем — организмов.

Вторым шагом на пути возникновения жизни на Земле был процесс концентрирования органических веществ.

Как происходил этот процесс, сказать трудно. Академик Опарин считает наиболее вероятным, что этот процесс происходил в силу присущей всем высокомолекулярным веществам способности самопроизвольно концентрироваться и образовывать так называемые коацерваты. Явление коацервации состоит в том, что при некоторых условиях (например, в присутствии электролитов) высокомолекулярные вещества отделяются из раствора, но не в форме осадка, а в виде раствора же, но более концентрированного. Таким образом, раствор, оставаясь жидкостью, расслаивается на два несмешивающихся раствора, отличающихся по концентрации высокомолекулярного вещества. Более концентрированный раствор и называют коацерватом.

При встряхивании коацервата он разбивается на мелкие капельки (рис. 89). Капельки коацервата представляют собой многомолекулярную систему, обладающую простейшей организацией. Благодаря более высокой концентрации органических веществ в коацервате и, следовательно, более тесному расположению молекул возможность их взаимодействия между собой резко увеличивается. Таким образом, благодаря концентрированию органических веществ возможности органического синтеза значительно расширяются.

Исследования академика А. И. Опарина показали, что капельки коацервата проявляют ряд свойств, внешне напоминающих свойства живой системы: они, например, способны поглощать из окружающего раствора различные вещества. Это напоминает процесс питания. В результате поглощения

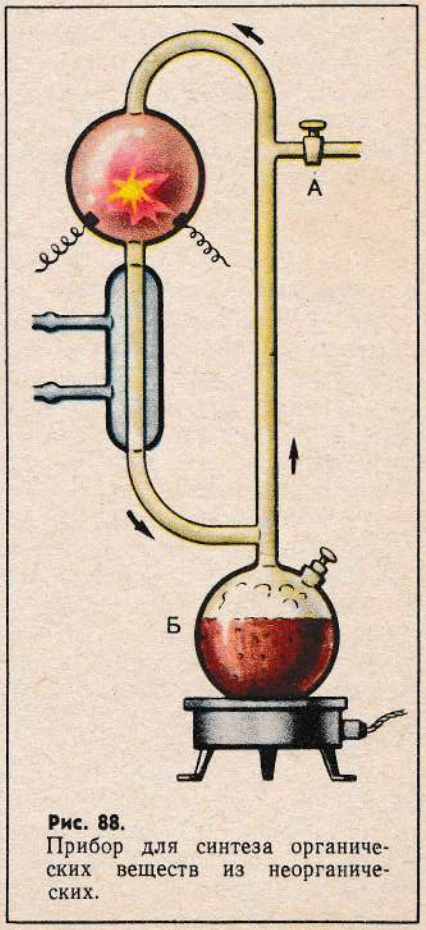


Рис. 88.
Прибор для синтеза органических веществ из неорганических.

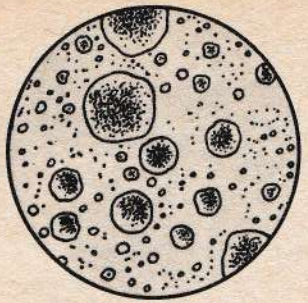


Рис. 89.
Коацерватные капли.

веществ капельки коацервата увеличиваются в размерах. Внешне это сходно с процессом роста клетки. Можно подобрать такие условия опыта, при которых вещества, поглощенные коацерватом, будут вступать между собой в реакцию, а продукты этой реакции — выделяться из коацервата в окружающую среду. Это похоже на процесс выделения из клетки продуктов обмена веществ. По мнению А. И. Опарина, между капельками коацервата происходит даже нечто напоминающее борьбу за существование, в результате которой в целости остаются капельки более устойчивые, более приспособленные к окружающей среде.

Хотя коацерваты и по форме, и по некоторым свойствам внешне напоминают живые объекты, они являются, конечно, неживыми образованиями. В них еще отсутствует главный признак живого организма — способность к воспроизведению одних и тех же молекул, входящих в его состав; в них нет еще столь характерной для живой системы способности к самообновлению своего состава.

Третьей и последней ступенью к жизни явилось возникновение процесса самовоспроизведения молекул.

Полинуклеотиды — ДНК и РНК — содержатся на всех ступенях эволюции, во всех живых системах, от самых простых до самых сложных, от вирусов до нервных клеток человека. Возможно, первыми самовоспроизводящимися молекулами могли быть также полинуклеотиды. Первобытные полинуклеотиды были, наверное, значительно проще современных и содержали всего один-два десятка звеньев. Процесс редупликации происходил у них, вероятно, медленнее, чем в наше время. Однако сборка на молекуле такой же по составу и структуре другой молекулы означала возникновение нового принципа химического синтеза — матричного синтеза, столь характерного для живых систем.

В истории перехода от коацервата к простейшей системе, способной к самовоспроизведению, многое еще неясно. Возможно, все необходимые компоненты процесса самовоспроизведения (ферменты, АТФ, нуклеотиды) находились в воде первобытного океана и поглощались капельками коацервата. Возможно, первобытные существа были подобны современным вирусам, которые по своему составу представляют собой почти чистый полинуклеотид. Возможно, на заре жизни предки нынешних вирусов могли размножаться в капельках коацервата, так как в них могли быть все необходимые для этого условия.

В процессе воспроизведения полинуклеотидных молекул в некоторых случаях возникали «ошибки», т. е. новая молекула полинуклеотида не вполне точно копировала исходную. В дальнейшем происходило копирование уже этой новой, измененной молекулы. Таким образом возникали мутации. Частота их резко повышалась при воздействии излучений, особенно ионизирующих.

Свойства первичных организмов. Первобытные организмы по способу питания были настоящими гетеротрофами, так как они использовали уже готовые органические вещества. Питание в этот период еще не было острой проблемой: первичный океан содержал достаточное количество разнообразных соединений. По мере размножения организмов запасы органических веществ иссякали, а синтез новых не поспевал за потребностью. Началась борьба за пищу, в которой выживали более активные, более стойкие и приспособленные. Случайно приобретенные в результате наследственных изменений защитные приспособления, или особенности строения, или особенности характера обмена веществ закреплялись отбором, если они давали хотя бы небольшие преимущества выжить. По-видимому, именно в результате действия отбора закреплялись многие свойства живых образований, приведшие к превращению первичных организмов в современные клетки. Так, например, образовалась защитная оболочка вокруг нуклеиновой кислоты у вирусов или возник слой цитоплазмы вокруг ядра, образовалась наружная мембрана у клеток и т. д.

Крупным шагом на пути эволюции жизни было возникновение автотрофного питания. В условиях все уменьшающихся запасов органических соединений у некоторых организмов возникла способность к самостоятельному синтезу органических соединений из простых неорганических веществ окружающей среды. Энергию, необходимую для такого синтеза, некоторые организмы стали освобождать путем простейших химических реакций окисления и восстановления. Так возник хемосинтез.

Но особенно крупным прогрессивным изменением типа ароморфоза было возникновение фотосинтеза. Видимый свет Солнца представлял неисчерпаемый, постоянный источник энергии. По-видимому, еще на заре жизни у каких-то организмов возникли окрашенные молекулы — предшественники современного хлорофилла, катализировавшие реакции фотолиза воды, синтеза АТФ с использованием солнечной энергии. Возникновение и развитие фотосинтеза оказало громадное влияние на дальнейшую эволюцию жизни. В период возникновения жизни как в атмосфере, так и в океане не осталось свободного кислорода: этот активный элемент был связан другими элементами и находился в составе различных неорганических веществ. Поэтому первоначально организмы получали энергию путем бескислородных реакций органических веществ. Этот путь получения энергии малоэффективен и требует большого количества пищи. С развитием фотосинтеза и появлением в атмосфере и воде свободного кислорода

возник новый путь освобождения энергии — кислородный путь расщепления. Кислородный процесс примерно в 20 раз эффективнее бескислородного, и организмы, выработавшие способность к дыханию, стали быстро и успешно развиваться.

Фотосинтез способствовал развитию жизни на Земле еще иным путем. Земля в период возникновения на ней жизни подвергалась интенсивному воздействию излучения Солнца, которое было губительно для жизни. Вода поглощает излучение, поэтому жизнь первоначально была возможна только в океане. По мере развития фотосинтезирующих организмов и накопления кислорода часть его превращалась в озон, обладающий способностью интенсивно поглощать ультрафиолетовое и ионизирующее излучение. В результате на Землю попадало все меньше и меньше губительного излучения и стала возможна жизнь на суше. Жизнь «вышла» из воды и распространилась по всей поверхности Земли.

Часто спрашивают: «возможно ли возникновение жизни на Земле небиологическим путем в наше время?» По-видимому, невозможно, так как, если бы где-нибудь произошло образование органических веществ, они немедленно были бы поглощены гетеротрофными организмами. В наше время живые тела возникают только биологическим путем, т. е. в процессе размножения подобных себе существ.

? 1. В чем сущность гипотезы о вечности жизни и почему эта гипотеза не пользуется признанием среди биологов? 2. Охарактеризуйте основные этапы зарождения жизни на Земле по представлениям акад. А. И. Опарина. 3. Какое значение для развития жизни на Земле имело возникновение фотосинтеза? 4. Какие известны экспериментальные доказательства возможности абиогенного синтеза органических соединений?

ГЛАВА X.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Размножение составляет одну из важнейших характеристик сущности жизни. К размножению способны все без исключения живые организмы, от бактерий до млекопитающих. Существование каждого вида животных и растений, преемственность между родительскими особями и их потомством поддерживаются только благодаря размножению.

На молекулярном уровне процесс, который можно условно назвать размножением, выражается в уникальной способности ДНК к самоудвоению их молекул (стр. 129). На уровне клетки к размножению путем деления способны такие органоиды, как митохондрии и хлоропласты. Клетки одноклеточных и многоклеточных организмов размножаются делением. Формы размножения целого организма очень разнообразны и сложны, но в основе всех форм бесполого и полового размножения лежит митотическое деление клетки.

54. ФОРМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Основными формами размножения одноклеточных и многоклеточных организмов считают: 1) половое и 2) бесполое.

Бесполое размножение. Этот тип размножения широко распространен в природе как у животных, так и у растений. Бесполым путем размножаются все одноклеточные организмы, и деление их клетки пополам — это типичный митоз. Такое деление свойственно всем простейшим (амебы, эвглены, инфузории, малярийный плазмодий и др.). Из растений бесполым путем размножаются одноклеточные зеленые водоросли (например, хлорелла), грибы, мхи и папоротники. У всех этих видов растений бесполое размножение осуществляется спорами, каждая спора — это одна клетка, покрытая плотной оболочкой и способная к делению путем митоза. Следовательно, бесполое размножение простейших и многих низших растений осуществляется за счет одной клетки. Но это не единственный способ бесполого размножения, так как некоторые животные и очень многие растения размножаются бесполым путем не за счет клетки, а при помощи целой группы клеток, которая отделяется от материнского организма. Такой способ размножения называют *вегетативным*. Вегетативное размножение особенно распространено среди растений. Черенками, которые представляют собой побеги, размножаются многие деревья и кустарники, многие комнатные растения, а также томаты. С помощью подземных частей, корневищами, стеблями, клубнями размножаются такие растения, как хмель, картофель, многие злаки. Вегетативным путем размножается земляника, у которой образуются так называемые усы — сильно разрастающиеся в длину стебли.

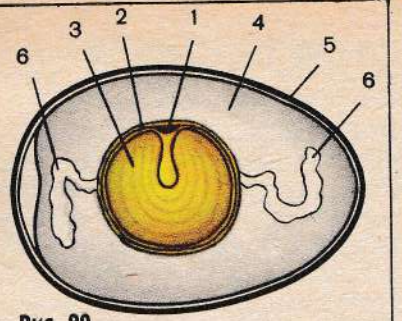


Рис. 90.
Строение яйца курицы:
1 — зародышевый диск; *2* — желточная оболочка; *3* — желток; *4* — белок; *5* — скорлупа; *6* — градинки, удерживающие яйцеклетку в центре яйца.

Рис. 91.
Строение сперматозоида млекопитающих:
1 — головка;
2 — ядро;
3 — центриоль;
4 — шейка;
5 — хвостик.

Среди животных вегетативное размножение распространено не так широко, как среди растений, и у многих из них оно происходит почкованием. Вегетативным путем размножаются гидроидные и коралловые полипы — морские кишечнополостные животные, пресноводная гидра. Некоторые плоские черви способны размножаться делением пополам.

Половое размножение. Этот тип размножения особенно широко распространен в природе. У всех растений и животных половое размножение связано с образованием особых половых клеток: женских *яйцеклеток* (рис. 90) и мужских *сперматозоидов* (рис. 91). Половые клетки, или гаметы, развиваются в половых железах. Размеры, форма и строение половых клеток различаются у разных видов растений и животных.

Яйцеклетки животных имеют чаще всего округлую форму, они неподвижны, и в цитоплазме их содержится большое количество желтка, имеющего форму мелких зерен. Ядро яйцеклетки расположено в центре свободной от желтка цитоплазмы. Желток представляет собой запасной питательный материал, который необходим для питания зародыша на ранних стадиях его развития.

Развитие половых клеток. Сперматозоиды и яйцеклетки развиваются у животных в половых железах — семенниках и яичниках. В половых железах различают три разных участка, или зоны: размножения, роста, созревания половых клеток. Зона размножения располагается в самом начале половой железы. В этой зоне находятся первичные половые клетки, которые размножаются путем митоза и число их увеличивается (рис. 92, *А*). Дальше первичные половые клетки попадают в зону роста, где они уже не делятся, а начинают расти, достигая тех размеров, которые свойственны половым клеткам каждого вида животных (рис. 92, *Б*). После того как процесс роста заканчивается, половые клетки переходят в зону созревания и превращаются в яйцеклетки и сперматозоиды (рис. 92, *В*).

Развитие яйцеклеток и сперматозоидов происходит неодинаково.

Сперматозоиды по размерам и форме отличаются от яйцеклеток. Сперматозоиды всегда значительно меньше яйцеклеток, они подвижны, форма их различна у разных видов животных.

Рассмотрим форму и строение сперматозоида млекопитающих (рис. 91). Он имеет форму длинной нити и состоит из трех отделов: головки, шейки и хвостика. В головке располагается ядро, а самый передний участок головки имеет уплотненную цитоплазму, он заострен, и с его помощью сперматозоид проникает в яйцеклетку. За головкой следует более узкая часть — шейка, в которой находится центриоль. Шейка переходит непосредственно в хвостовую нить, или хвостик, который по своему строению сходен с ресничкой или жгутиком и представляет органоид движения сперматозоида.

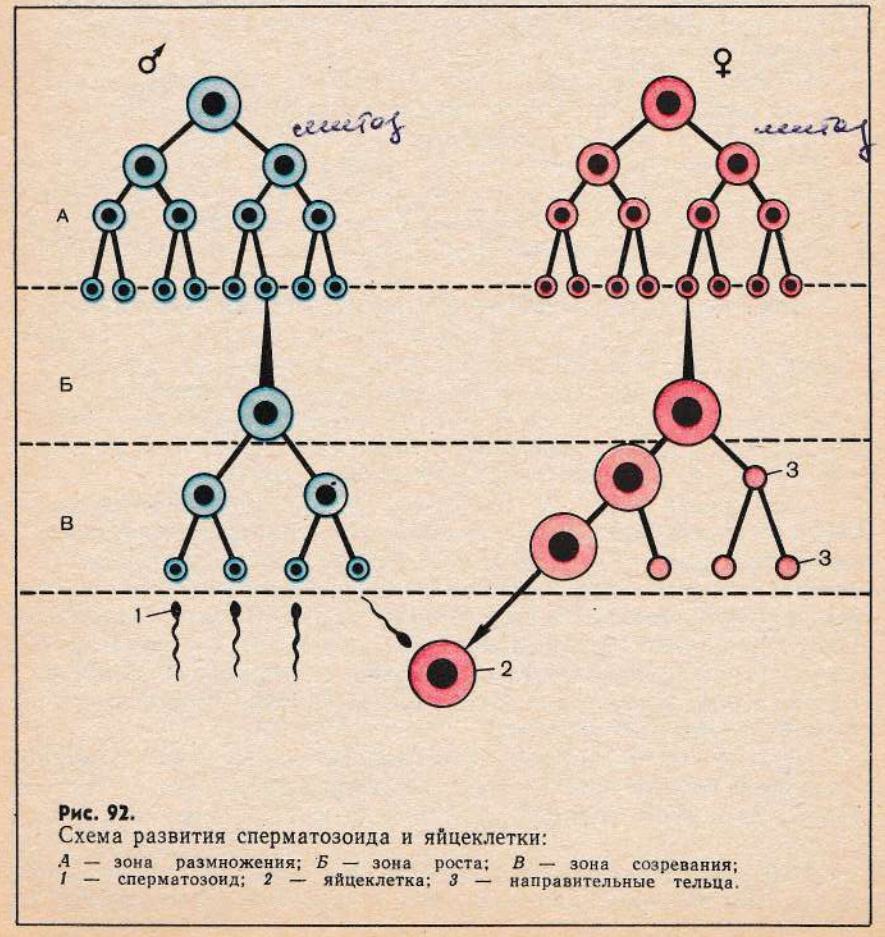


Рис. 92.
Схема развития сперматозоида и яйцеклетки:
А — зона размножения; *Б* — зона роста; *В* — зона созревания; *1* — сперматозоид; *2* — яйцеклетка; *3* — направительные тельца.

При развитии сперматозоидов в зоне размножения семенника образуются мелкие первичные клетки, которые затем переходят в зону роста, а затем в зону созревания и в ней делятся два раза. Оба деления равные, образуются четыре равные клетки и каждая из них дальше превращается в зрелый сперматозоид (рис. 92).

У большинства позвоночных животных яйцеклетки мелкие. Например, у кролика диаметр их равен 0,2 *мм*. У рыб, амфибий, рептилий и птиц яйцеклетки крупные и содержат много желтка, который сосредоточен в цитоплазме нижнего полюса яйца. Наиболее крупных размеров достигают яйцеклетки птиц (рис. 90). Яйцо птицы имеет, как это видно на рисунке, довольно сложное строение, и яйцеклетка — это та часть яйца, которую обычно называют желтком. Диаметр желтка в яйце курицы достигает 3 *см* и более; на одной стороне желтка расположено белое пятнышко, в котором находится ядро и окружающий его тонкий слой свободной от желточных зерен цитоплазмы. Зародыш развивается именно в этой части яйцеклетки, а весь остальной желток — это питательный материал, обеспечивающий питание развивающегося цыпленка.

Оболочку яйцеклетки, образованную на поверхности цитоплазмы, называют желточной; над ней образуется белковая оболочка, которая наиболее сильно развита в яйце птиц.

Яйцеклетки растений мелкие, округлой формы. В центре яйцеклетки расположено ядро, окруженное цитоплазмой. Развиваются яйцеклетки в специальных органах растений: у мхов и папоротников — в архегониях, у цветковых растений — в завязи цветка.

Процесс развития яйцеклеток животных происходит в яичнике. В зоне размножения яичника находятся первичные половые клетки, которые затем переходят в зону роста, усиленно растут и во много раз увеличиваются в размерах; в цитоплазме их откладывается желток в виде мелких зерен. Чтобы представить себе, во сколько раз увеличиваются размеры клеток в зоне роста, приведем пример роста развивающихся клеток лягушки: в начале роста диаметр их равен 20—30 *мкм*, а в конце — 3—4 *мм*. После этого будущие яйцеклетки поступают в зону созревания, в которой претерпевают два деления. При первом делении образуются две неравные по размеру клетки: одна большая, другая маленькая, называемая *направительным тельцем*. Второе деление также неравное; в результате его образуются крупная, зрелая яйцеклетка, и маленькая клетка — второе направительное тельце. Во время второго деления первое направительное тельце тоже делится.

Следовательно, из растущей клетки после двух делений образуются четыре клетки: три мелких и одна крупная, зрелая яйцеклетка. Три мелких направительных тельца (клетки) погибают.

Теперь нам предстоит детально познакомиться с особенностями деления, которое происходит при созревании половых клеток.

Деление половых клеток в зоне созревания отличается от обычного митоза и носит название мейоза.

Созревание половых клеток. Мейоз. Число хромосом постоянно для каждого вида животных и растений. Постоянство хромосом поддерживается благодаря митозу, которому предшествуют синтез ДНК и удвоение каждой хромосомы. Как же поддерживается постоянство числа хромосом при половом размножении, ведь все соматические клетки содержат диплоидное число хромосом, а созревшие половые клетки имеют только половинное, т. е. гаплоидное, число хромосом? Это значит, что по сравнению с соматическими клетками в гаметах содержится и половинное количество ДНК.

Соотношение числа хромосом и количества ДНК в соматических и половых клетках представлено в таблице на примере кошки и кролика.

Вид животного	Количество хромосом		Количество ДНК (в 10^{-12} г)	
	в соматических клетках (диплоидное)	в половых клетках (гаплоидное)	в диплоидном ядре соматических клеток	в гаплоидном ядре половых клеток
Кошка	38	19	6,4—6,8	3,6
Кролик	44	22	6,75	3,2

Уменьшение числа хромосом вдвое происходит именно в процессе созревания половых клеток. Оба деления, которые происходят в зоне созревания, представляют собой два деления мейоза.

Оба деления мейоза включают те же фазы, что и митоз: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Перед первым делением мейоза в половых клетках, находящихся в зоне созревания, происходит синтез ДНК, а значит, и удвоение хромосом; каждая хромосома состоит из двух хроматид (рис. 93, *1*).

В *профазе* первого деления мейоза происходит спирализация хромосом. В конце профазы, когда спирализация заканчивается, хромосомы приобретают характерную для них форму и размеры. Хромосомы каждой пары, т. е. гомологичные хромосомы, тесно сближаются друг с другом, соединяются по всей длине и скручиваются. Этот процесс соединения гомологичных хромосом носит название *конъюгации* (рис. 93, *2,3*).

Во время конъюгации между некоторыми гомологичными хромосомами происходит обмен участками, что означает и обмен наследственной информацией. После конъюгации гомологичные хромосомы отделяются друг от друга и начинают расходиться к полюсам.

Когда хромосомы полностью разъединяются, образуется веретено деления и наступает *метафаза* мейоза (рис. 93, *4*) и

Рис. 93.

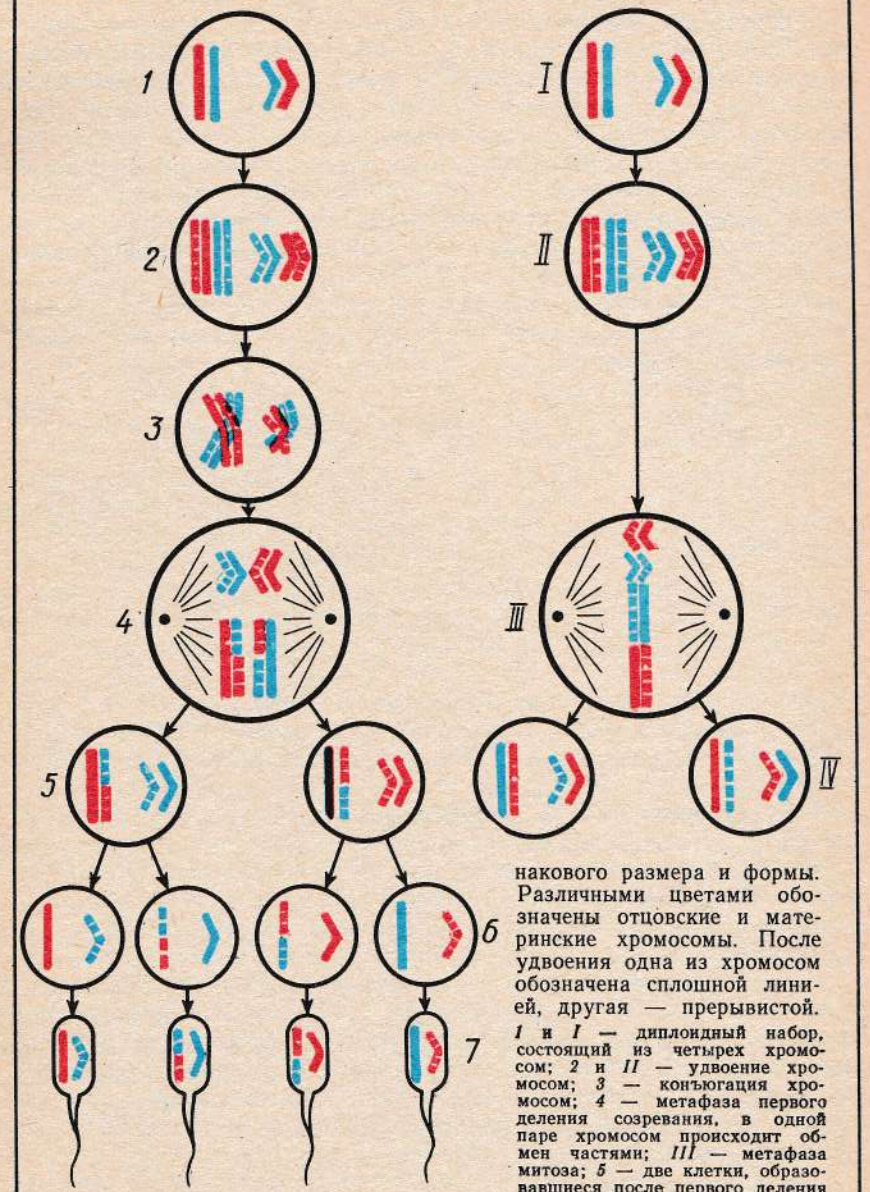


Схема поведения хромосом в процессе мейоза (созревания половых клеток). Для сравнения рядом приведено поведение хромосом при митозе. Гомологичные хромосомы одинакового размера и формы. Различными цветами обозначены отцовские и материнские хромосомы. После удвоения одна из хромосом обозначена сплошной линией, другая — прерывистой. *1* и *I* — диплоидный набор, состоящий из четырех хромосом; *2* и *II* — удвоение хромосом; *3* — конъюгация хромосом; *4* — метафаза первого деления созревания, в одной паре хромосом происходит обмен частями; *III* — метафаза митоза; *5* — две клетки, образовавшиеся после первого деления созревания; *6* — четыре клетки, образовавшиеся после второго деления созревания; *7* — сперматозоиды с различными возможными наборами хромосом; *IV* — дочерние клетки после митоза.

хромосомы располагаются в плоскости экватора. Затем наступает *анафаза* мейоза и к полюсам клетки отходят не половинки каждой хромосомы, включающие одну хроматиду, как при митозе, а целые хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид. Следовательно, в дочернюю клетку попадает только одна из каждой пары гомологичных хромосом (рис. 93, *5*).

Вслед за первым делением наступает второе деление мейоза, причем этому делению не предшествует синтез ДНК (рис. 93, *6*). Ведь еще при первом делении к полюсам дочерних клеток разошлись целые хромосомы, каждая из которых имеет по две хроматиды. После короткой профазы эти двойные хромосомы в метафазе второго деления располагаются в плоскости экватора и прикрепляются к нитям веретена. В анафазе к противоположным полюсам клетки расходятся половинки каждой хромосомы, т. е. в каждую дочернюю клетку попадает одна хроматида (рис. 93, *7*). Таким образом, в сперматозоидах и яйцеклетках число хромосом уменьшается вдвое, как это видно на рисунке 93, где показана клетка с диплоидным набором хромосом, равным 4, а в образовавшихся после второго деления созревания сперматозоидах имеется только по 2 хромосомы и эти две хромосомы составляют гаплоидный набор (рис. 93, *7*). В связи с тем что при мейозе происходит уменьшение числа хромосом вдвое, такой тип деления называют *редукционным* (лат. «редукция» — уменьшение). Для сравнения на рисунке 93 дана схема митоза, на которой отчетливо видно, что число хромосом при делении клетки не меняется и обе дочерние клетки получают то же число хромосом, которое имела материнская клетка.

? **1. В чем отличие бесполого размножения от полового? 2. В чем сущность вегетативного размножения? 3. Что такое конъюгация хромосом при мейозе и какие хромосомы конъюгируют между собой? 4. В чем отличие редукционного деления от обычного митоза? 5. Что такое гаплоидный набор хромосом и как он возникает в процессе мейоза?**

55. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Вполне созревшая яйцеклетка покрыта оболочкой, имеет небольшое отверстие, через которое в яйцо проникает сперматозоид (рис. 94, *1*). Оплодотворение представляет собой процесс слияния яйца и сперматозоида. В ядре как сперматозоида, так и яйцеклетки содержится гаплоидный набор хромосом. При оплодотворении ядра яйцеклетки и сперматозоида сливаются. Оплодотворенная яйцеклетка носит название *зиготы* (рис. 94, *3*), и ее ядро имеет уже диплоидный набор хромосом. В яйцеклетку может проникать не один, а несколько сперматозоидов, но с ее ядром сливается ядро только одного сперматозоида.

В ядре зиготы все хромосомы вновь становятся парными; в каждой паре гомологичных хромосом одна хромосома отцовская, другая — материнская. Следовательно, диплоидный набор

хромосом, характерный для соматических клеток каждого вида организмов, восстанавливается именно при оплодотворении.

Вскоре после оплодотворения происходит синтез ДНК, хромосомы удваиваются и наступает первое деление ядра зиготы, которое осуществляется путем митоза и представляет начало развития нового организма.

Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений. В развитии половых клеток и оплодотворении у животных и высших цветковых растений имеется много общего, но есть и различия.

Рассмотрим строение семени однодольных цветковых растений. Каждое семя состоит из семяпочки, покрытой снаружи несколькими прочными оболочками. В состав семяпочки входят: 1) зародыш (рис. 95, *10*), из которого развивается растение, и 2) эндосперм, в котором накапливаются запасные питательные вещества, т. е. белки, жиры и углеводы (рис. 95, *11*). За счет эндосперма происходит питание развивающегося зародыша растения. Эндосперм имеется в семени как однодольных, так и двудольных растений, но у двудольных он всасывается двумя листочками зародыша, и образуются поэтому две семядоли.

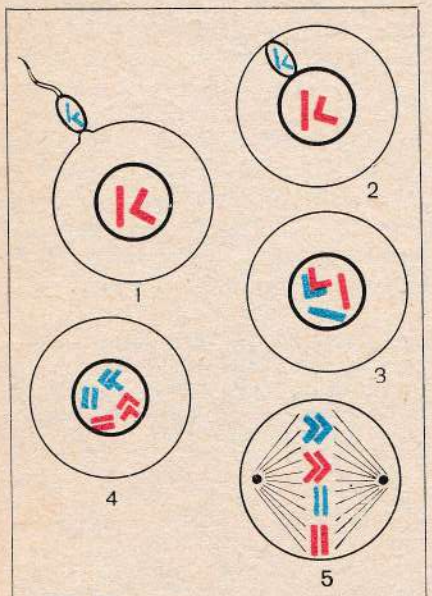


Рис. 94.
Последовательные стадии оплодотворения и начала деления яйцеклетки у животных:

1 — сперматозоид, содержащий две хромосомы, прикрепляется к поверхности яйцеклетки; *2* — сперматозоид проник в яйцеклетку; *3* — ядра сперматозоида и яйцеклетки сливаются, при этом восстанавливается диплоидное число хромосом. Отцовские хромосомы синие, материнские — красные; *4* — удвоение хромосом; *5* — метафаза первого деления, каждая половинка удвоенной хромосомы отходит в дочернюю клетку.

Для того чтобы понять развитие половых клеток у растений, вспомните строение цветка (тычинки и пестик, завязь с расположенной внутри ее семяпочкой).

Рассмотрим сначала развитие мужских половых клеток. Тычинка на своем верхнем конце несет пыльник, в котором развивается пыльца, или, точнее, пыльцевые зерна, а в них — сперматозоиды.

В одном пыльнике развивается множество пыльцевых зерен, которые образуются из клеток самого пыльника, аналогичных первичным половым клеткам животных. Эти клетки проходят мейоз, включающий два деления созревания (как у животных). В результате двух делений созревания образуются четыре гаплоидные клетки, каждая клетка превращается

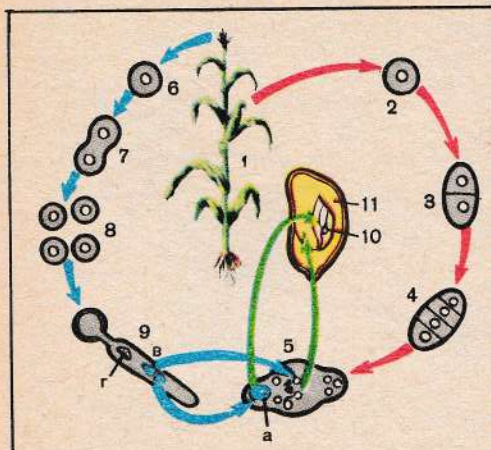


Рис. 95.
Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений:

1 — початок кукурузы с семяпочками; *2* — материнская клетка зародышевого мешка; *3—4* — образование четырех гаплоидных клеток в результате мейоза; *5* — зародышевый мешок; *а* — яйцеклетка, которая после оплодотворения образует зародыш; *б* — две сливающиеся клетки, в результате оплодотворения которых образуется триплоидный эндосперм; *6* — материнская клетка пыльцы; *7—8* — образование четырех гаплоидных пыльцевых зерен в результате мейоза; *9* — пыльцевая трубка; *в* — два сперматозоида; *г* — вегетативное ядро; *10* — зародыш; *11* — эндосперм.

в пыльцевое зерно и на поверхности его формируется плотная оболочка (рис. 95, *3, 4*). Следовательно, каждое пыльцевое зерно на этом этапе развития содержит одну клетку с гаплоидным набором хромосом.

На следующем этапе развития пыльцевого зерна происходит деление его клетки путем митоза, при котором в обе дочерние пыльцевые клетки попадает гаплоидный набор хромосом. Одна из этих клеток становится *вегетативной,* а вторая — *генеративной.*

Генеративная клетка делится еще раз также путем митоза, и обе образовавшиеся после деления клетки превращаются в сперматозоиды (рис. 95, *в*).

Таким образом, зрелое пыльцевое зерно, покрытое плотной оболочкой снаружи, содержит три клетки: одну вегетативную клетку и два сперматозоида. Созревшее пыльцевое зерно готово к оплодотворению.

Развитие женских половых клеток протекает в завязи, внутри которой расположена семяпочка. В семяпочке имеется одна клетка, которая проходит два деления созревания, т. е. мейоз (как и при развитии яйцеклетки животных). В результате двух делений созревания образуются 4 гаплоидные клетки (рис. 95, *4*), как и при созревании пыльцевых зерен. Затем из четырех клеток три погибают, а одна оставшаяся гаплоидная клетка делится путем митоза три раза подряд и образуется 8 клеток (рис. 95, *5*). Эти 8 гаплоидных клеток преобразуются в зародышевый мешок: 5 клеток идут на образование стенки зародышевого мешка, а 3 клетки располагаются во внутренней полости его. Одна из этих трех клеток преобразуется в яйцеклетку, а две других находятся в центре полости зародышевого мешка и вскоре сливаются, образуя одну клетку с диплоидным ядром. В таком виде зародышевый мешок со зрелой яйцеклеткой, которая находится внутри него, и диплоидной клеткой готов к оплодотворению.

Пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика и прорастает в глубь его по направлению к семяпочке, находящейся внутри завязи (рис. 95, *9*). При прорастании пыльцевого зерна образуется пыльцевая трубка за счет вегетативной клетки пыльцевого зерна. В пыльцевой трубке находятся два спермато-зоида, которые продвигаются к семяпочке вместе с растущей пыльцевой трубкой. Когда пыльцевая трубка достигнет зародышевого мешка, сперматозоиды проникают в него. Один сперматозоид проникает в яйцеклетку, и происходит оплодотворение, которое заключается в слиянии их ядер. Ядро оплодотворенной яйцеклетки вновь становится диплоидным. Второй сперматозоид проникает в центральную диплоидную клетку, и ядра их также сливаются. После слияния ядро этой клетки становится триплоидным, т. е. содержит три гаплоидных набора хромосом, в отличие от диплоидного ядра, которое содержит два гаплоидных набора хромосом.

Из оплодотворенной яйцеклетки, которая дальше делится путем митоза, развивается зародыш будущего растения, а из клетки с триплоидным ядром развивается эндосперм, богатый запасными питательными веществами, необходимыми для питания развивающегося зародыша.

Следовательно, *сущность двойного оплодотворения у цветковых растений заключается в том, что один сперматозоид сливается с яйцеклеткой, а второй — с центральной диплоидной клеткой, из которой дальше развивается эндосперм.*

Двойное оплодотворение у цветковых растений открыл русский ботаник С. Г. Навашин в 1898 г., а триплоидная природа эндосперма была раскрыта его сыном — М. С. Навашиным в 1915 г. Это открытие имело большое принципиальное значение для понимания и изучения всех процессов развития огромной группы цветковых растений.

? **1. Какова роль ядра сперматозоида в процессе оплодотворения? 2. В чем сущность двойного оплодотворения цветковых растений?**

56. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША

После оплодотворения яйцеклетки начинается индивидуальное развитие организма — *онтогенез,* который завершается формированием целостной особи. Все индивидуальное развитие слагается из ряда различных процессов и может быть разделено на несколько периодов. Первый из них — *дробление,* который легко проследить на примере развития яйцеклетки ланцетника. Яйцеклетка делится на две клетки, или два *бластомера,* равной величины. Первое деление яйцеклетки происходит в плоскости меридиана. Затем каждый из бластомеров одновременно снова делится также в плоскости меридиана, и образуются 4 клетки равной величины. Следующее деление происходит уже в плоскости экватора — образуется 8 клеток (рис. 96). Далее деления,

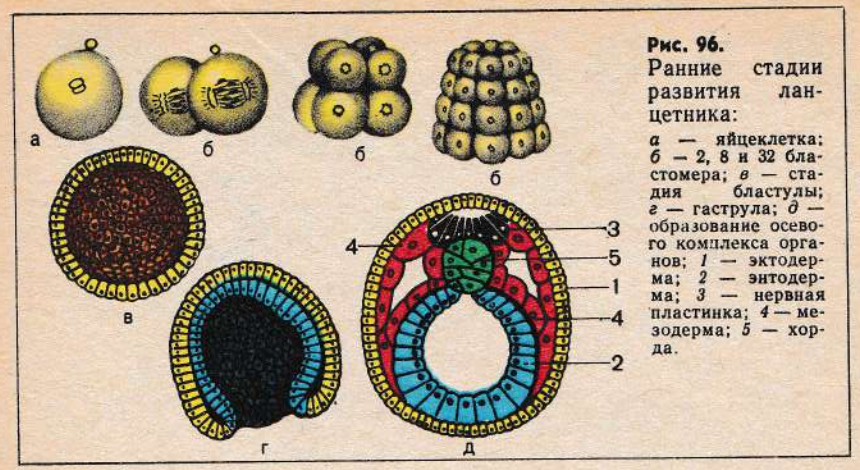


Рис. 96. Ранние стадии развития ланцетника:
а — яйцеклетка; *б* — 2, 8 и 32 бластомера; *в* — стадия бластулы; *г* — гаструла; *д* — образование осевого комплекса органов; *1* — эктодерма; *2* — энтодерма; *3* — нервная пластинка; *4* — мезодерма; *5* — хорда.

меридиональные и экваториальные, чередуются, образуется 16, 32 и 64 бластомера и т. д. — плотно прилежащих друг к другу клеток.

Увеличение количества клеток осуществляется путем митоза, но, в отличие от обычных соматических клеток, интерфаза очень короткая и бластомеры не растут, поэтому и называют весь этот процесс *дроблением.* Уже на стадии 64 бластомеров внутри яйцеклетки образуется небольшая полость, которая далее увеличивается, бластомеры располагаются в один слой, образуя *бластулу,* на которой и заканчивается период дробления. Деление клеток продолжается и на стадии бластулы, и на последующих стадиях, но оно уже не носит той упорядоченности, которой характеризуется процесс дробления.

После того как завершится образование бластулы, начинается следующий период развития, связанный с образованием второго слоя клеток.

У ланцетника образование второго слоя происходит путем впячивания стенки бластулы. Сначала появляется небольшое впячивание, затем оно углубляется и образуется второй слой клеток, лежащий внутри зародыша, который таким образом становится двухслойным. Эту стадию развития называют *гаструлой.* В гаструле уже можно различить два зародышевых листка: наружный — *эктодерму* и внутренний — *энтодерму.* Так происходит полное дробление и образование гаструлы у животных, яйцеклетка которых содержит мало желтка.

В яйцеклетках птиц, амфибий, рыб, содержащих много желтка, дробится только диск цитоплазмы с ядром, лежащий на поверхности желтка (рис. 97), а сам желток не дробится.

В дальнейшем между эктодермой и энтодермой образуется третий слой клеток — *мезодерма.* Эти слои называют зародышевыми листками. Они сходны у всех позвоночных. Из эктодермы развивается кожный (покровный) эпителий, вся нервная система и органы чувств; из энтодермы — эпителий кишечника, пи-

Рис. 97.
Начальная стадия дробления яйцеклеток:

1 — лягушки; *2* — птицы. Видны последовательные стадии дробления 2, 4 и 8-го бластомеров. Яйцеклетка лягушки дробится на бластомеры различной величины. В яйцеклетке птиц дробится только поверхностный участок активной цитоплазмы, в котором расположено ядро.

Рис. 98.
Развитие тритона:

а — бластула; *б* — гаструла; *в* — поперечный разрез зародыша в момент формирования осевого комплекса органов; *1* — эктодерма; *2* — энтодерма; *3* — нервная пластинка; *4* — мезодерма; *5* — хорда.

щеварительные железы, легкие; из мезодермы образуются скелет, мышцы, кровеносная и выделительная системы. Последовательность развития, формирование зародышевых листков отражают историческое развитие, что нашло свое выражение в биогенетическом законе (стр. 58).

Особенный интерес представляет развитие нервной трубки. На будущей спинной стороне зародыша начинается впячивание эктодермы в форме желобка, которое завершается образованием трубки. Эта трубка погружается под эктодерму, и образуется зачаток спинного мозга, а из ее переднего конца развивается головной мозг. Из середины энтодермы выделяется тяж клеток, который образует хорду. Хорда располагается точно под нервной трубкой, а по бокам от нее — правый и левый зачатки туловищной мезодермы. Все вместе эти зачатки образуют осевой комплекс органов, определяя спинную сторону и двустороннюю симметрию организма (рис. 98).

Точное совпадение местоположения и времени образования нервной трубки, хорды и мезодермы позволило предположить, что одни зачатки влияют на развитие других. Действительно, оказалось, что начало развития и местоположение нервной трубки определяются зачатком хорды и прилежащей к ней мезодермы. Этот факт удалось доказать путем опытов с пересадкой участков общего зачатка хорды и мезодермы в необычное для него место. Для этого в начале образования гаструлы вырезали часть еще общего зачатка хорды и мезодермы (рис. 99) и пересадили на боковую сторону ранней гаструлы. Под влиянием пересаженного участка в необычном месте из эктодермы развилась вторая нервная трубка и даже целый второй зародыш. Эти опыты показывают, что между частями развивающегося зародыша осуществляется тесное взаимодействие.

Партеногенез. У пчел, ос, тлей, некоторых ракообразных (дафнии) встречается особая разновидность полового размножения, получившая название *партеногенеза*. Сущность

Рис. 99.
Пересадка участка зачатка хорды и мезодермы в начале гаструляции:

а — гаструла, от которой берут кусочек хорды и мезодермы; *б* — ранняя гаструла, в которую пересаживают взятую часть зачатка; *в* — внешний вид основного *(1)* и дополнительного *(2)* зародышей; *г* — поперечный разрез через осевой комплекс основного *(1)* и дополнительного *(2)* зародышей; *д* — внешний вид двух развивающихся зародышей, основного *(1)*, дополнительного *(2)*.

партеногенеза состоит в развитии взрослого животного из неоплодотворенного яйца. Так, у дафний в течение большей части года (весна, лето, начало осени) размножение происходит только путем партеногенеза, и из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются только самки. Самцы развиваются один раз в году, обычно осенью, и оплодотворенные яйца зимуют, а весной из них вновь развиваются самки, способные размножаться только путем партеногенеза.

Такой же сезонный характер имеет партеногенез у тлей. У пчел из неоплодотворенных яиц развиваются только самцы (трутни), и из оплодотворенных яиц — самки (матки) и рабочие пчелы.

Все перечисленные примеры — это примеры природного или естественного партеногенеза. У животных, не размножающихся партеногенетически, можно вызвать искусственно развитие неоплодотворенных яиц, помещая их на короткое время в условия повышенной температуры, изменением pH среды, химическими или механическими воздействиями. Если неоплодотворенное яйцо лягушки уколоть тонкой иглой, то можно стимулировать его развитие. Такой партеногенез называют искусственным. Применяя его, удалось получить лягушек и тритонов, развившихся из неоплодотворенных яиц.

Яйцеклетки млекопитающих также можно заставить развиваться партеногенетически. Например, удалось стимулировать развитие яйцеклетки кролика.

Постэмбриональное развитие. Развившийся организм, уже способный к самостоятельному существованию, разрывает яйцевые оболочки и выходит наружу. Этим заканчивается эмбриональный период развития и начинается постэмбриональный.

Различают два вида постэмбрионального развития: 1) прямое, когда рождающийся организм сходен со взрослым, и 2) непрямое, когда эмбриональное развитие приводит к образованию личинки.

У птиц и млекопитающих наблюдается прямое развитие. Из яйца выходит птенец, уже способный самостоятельно питаться и во всем сходный с взрослым организмом. В постэмбриональном периоде он растет, у него появляются признаки пола и т. д.

У амфибий, например у лягушки, разрывая яйцевые оболочки, выходит наружу головастик — личинка, сильно отличающаяся от лягушки. Затем происходит метаморфоз головастика.

Другим общеизвестным примером метаморфоза служит развитие насекомых (постэмбриональное развитие).

Развитие с метаморфозом имеет большое биологическое значение. Часто личинка представляет собой стадию развития, специально приспособленную для активного питания и роста, например у насекомых и амфибий. Обычно личинки и взрослые организмы приспособлены к жизни в различных условиях, благодаря чему они не конкурируют друг с другом за место и пищу.

? **1. Чем отличается дробление от обычного деления клетки? 2. Как образуется гаструла? 3. Какие органы и ткани развиваются из эктодермы, мезодермы и энтодермы? 4. Из каких зачатков слагается осевой комплекс органов? 5. Что такое развитие прямое и с метаморфозом? Приведите примеры. 6. Приведите примеры партеногенеза.**

III. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

ГЛАВА XI.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Развитие генетики — характерная черта биологии XX в. Генетика изучает законы наследственности и изменчивости, лежащие в основе эволюции органического мира и деятельности человека по созданию новых сортов культурных растений и пород домашних животных, как это установил еще Ч. Дарвин. *Наследственность можно определить как свойство организмов передавать свои признаки и особенности развития следующему поколению.* Это свойство позволяет животным, растениям и микроорганизмам сохранять из поколения в поколение характерные черты вида, породы, сорта.

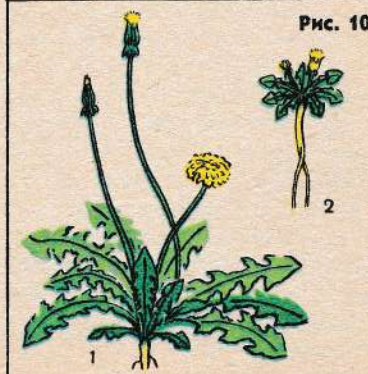
Наследственность осуществляется через размножение и индивидуальное развитие. При половом размножении новые поколения возникают в результате оплодотворения. Материальные основы наследственности заключены в половых клетках. При бесполом или вегетативном размножении новое поколение развивается или из одноклеточных спор, или из многоклеточных образований. И при этих формах размножения материальной связью между поколениями служат клетки.

Изменчивость выражается в различиях между особями в пределах вида.

Различия между особями одного вида могут зависеть от изменений наследственных свойств организма. Изменчивость определяется и внешними условиями. Каждому известно, что проявление свойств породы во многом зависит от условий содержания и кормления.

На рисунке 100 показан результат опыта, проведенного

Рис. 100.



Изменчивость одуванчика, выращенного из одного корня.

над одуванчиком. Корень одуванчика разрезали пополам. Одну половину его высадили на равнине в условиях высокой влажности. Выросло растение с крупными листьями, длинными цветоносами. Другую половину посадили в горах. Выросло маленькое растение с мелкими листьями, с очень коротким цветоносом. А между тем наследственность у них одинаковая.

Совокупность наследственных зачатков, которую организм получает от родителей, составляет его *генотип*. Совокупность внешних и внутренних признаков — это *фенотип*.

Из приведенного примера становится ясно, что фенотип развивается в результате взаимодействия генотипа и условий внешней среды.

57. ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ ПУТЕМ СКРЕЩИВАНИЯ (ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД). ПЕРВЫЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ

Основные закономерности наследственной передачи признаков в ряде поколений при половом размножении были впервые установлены чешским ученым Грегором Менделем и опубликованы в 1865 г. Его исследования долгое время не были правильно оценены. Лишь в 1900 г. они были как бы переоткрыты и подтверждены несколькими учеными и стали основой вновь возникшей отрасли биологии — генетики.

Мендель проводил опыты на горохе. У этого растения много разных сортов, отличающихся друг от друга хорошо выраженными наследственными признаками. Имеются, например, сорта с белыми и пурпурными цветками, с высоким и низким стеблем, с желтыми и зелеными семенами, с гладкими и морщинистыми семенами и т. п. Каждая из указанных особенностей наследуется в пределах данного сорта. У гороха обычно происходит самоопыление, хотя возможно и перекрестное опыление.

Моногибридное скрещивание. Мендель применил гибридологический метод исследования: он скрещивал различающиеся по определенным признакам родительские формы и прослеживал проявление изучаемых признаков в ряде поколений. Мендель шел аналитическим путем: из большого многообразия признаков растений он вычленял одну или несколько пар противоположных друг другу признаков и прослеживал проявление их в ряде следующих друг за другом поколений. Характерной чертой опытов Менделя был точный количественный учет проявления изучаемых признаков у всех особей. Это позволило ему установить определенные количественные закономерности в наследовании. Анализ закономерностей наследственности Мендель начал с моногибридного скрещивания: для скрещивания брал родительские формы, различающиеся лишь по одной паре признаков.

Единообразие первого поколения гибридов. Если скрестить растения гороха с желтыми и зелеными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания растений первого поколения F_1 гибридов [1] семена будут желтыми. Противоположный признак (зеленые семена) как бы исчезает. В этом проявляется первая закономерность, установленная Менделем, которую называют правилом единообразия первого поколения гибридов. Оно проявляется в том, что признак желтой окраски семян как бы подавляет проявление противоположного признака (зеленая окраска) и все семена у гибридов F_1 оказываются желтыми (единообразными). Явление преобладания признака получило название *доминирования*, а преобладающий признак называют *доминантным*. В рассматриваемом примере желтая окраска семян доминирует над зеленой. Противоположный, внешне исчезающий признак (зеленая окраска) называют *рецессивным*.

Первый закон Менделя. В потомстве от первого поколения гибридов (во втором поколении — F_2). наблюдается расщепление. Появляются растения с признаками обоих родителей в определенных численных соотношениях. Желтых семян оказывается примерно в три раза больше, чем зеленых. Соотношение семян гороха с доминантными и рецессивными признаками близко к отношению 3:1. В опыте Менделя были получены следующие количественные отношения: желтых — 6022, зеленых — 2001. Аналогичные результаты дали опыты по изучению других пар признаков. Оказалось, пурпурная окраска венчика цветка доминирует над белой и во втором поколении гибридов дает то же соотношение расщепления 3:1; гладкая форма семян доминирует над морщинистой. Рецессивный признак в первом поколении гибридов не выявляется. В этом проявляется первый закон Менделя, получивший название закона расщепления. Он гласит, что **гибриды первого поколения F_1 при дальнейшем размножении расщепляются; в их потомстве F_2 снова появляются особи с рецессивными признаками, составляющие примерно четвертую часть от всего числа потомков.**

Как будут проявляться признаки в третьем, четвертом и последующих поколениях гибридов? Для решения этого вопроса Мендель путем самоопыления получил потомство третьего и последующих поколений.

На рисунке 101 видно, что растения, обладавшие рецессивным признаком, далее в любом числе поколений не обнаруживали расщепления. В их потомстве никогда не появлялось растений с доминантным признаком. Иначе себя вели гибриды второго поколения, обладавшие доминантным признаком. Среди них при анализе потомства, полученного путем самоопыления, обнаружили две группы. Первая, составляющая $^1/_3$ от общего числа растений с доминантным признаком, далее не расщепляется. В их потомстве, в последующих поколениях, обнаруживается только

---

[1] Гибриды — организмы, получающиеся в результате скрещивания особей, различающихся наследственными зачатками.

Условно принято обозначать родительское поколение латинской буквой P (лат. parentale — родительский), первое поколение гибридов F_1, второе — F_2 (filiale — дочерний) и т. д.

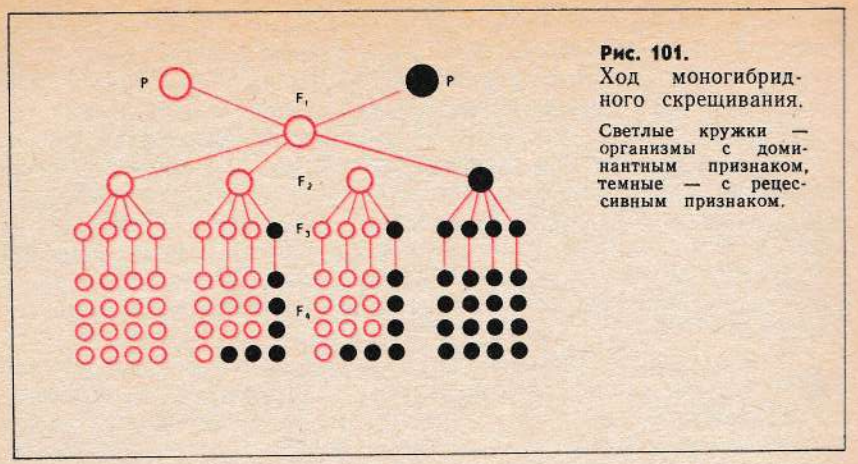


Рис. 101. Ход моногибридного скрещивания.

Светлые кружки — организмы с доминантным признаком, темные — с рецессивным признаком.

доминантный признак. Иначе ведут себя другие растения второго поколения, составляющие в общей сложности $^2/_3$ от общего числа растений с доминантным признаком. В их потомстве проявляется расщепление в том же соотношении 3:1 ($^3/_4$ доминантных, $^1/_4$ рецессивных), как и у гибридов второго поколения. Исследование последующих поколений дает сходный результат. Потомки растений с рецессивным признаком не расщепляются.

У всех растительных и животных организмов при половом размножении происходит расщепление в потомстве гибридов F_2.

Особи, сходные по внешности, могут обладать различными наследственными свойствами. Например, среди растений гороха с желтыми семенами во втором поколении гибридов одни растения при самоопылении обнаруживают в потомстве расщепление, другие же не расщепляются: они, можно сказать, «чисты» в отношении своих наследственных зачатков. Такие особи, которые не обнаруживают в потомстве расщепления и сохраняют свои признаки в «чистом» виде, называют *гомозиготными* (лат. «гомо» — равные, одинаковые). Особи, которые в потомстве обнаруживают явление расщепления, т. е. являются по наследственным зачаткам гибридными, называют *гетерозиготными* (лат. «гетеро» — разный).

Промежуточный характер наследования. В рассмотренных выше примерах правило единообразия первого поколения гибридов выражалось в том, что все гибриды внешне были похожи на одного из родителей, т. е. проявлялось доминирование. Это наблюдается не всегда. Часто гетерозиготные формы носят промежуточный характер, т. е. доминирование может быть неполным. На рисунке 102 представлены результаты скрещивания двух наследственных форм растения ночная красавица. Одна из них обладает красными цветками, другая — белыми. Все гибриды первого поколения имеют розовые цветки, т. е. они носят промежуточный характер. При скрещивании их между собой во втором поколении происходит расщепление в отношении: одна красная,

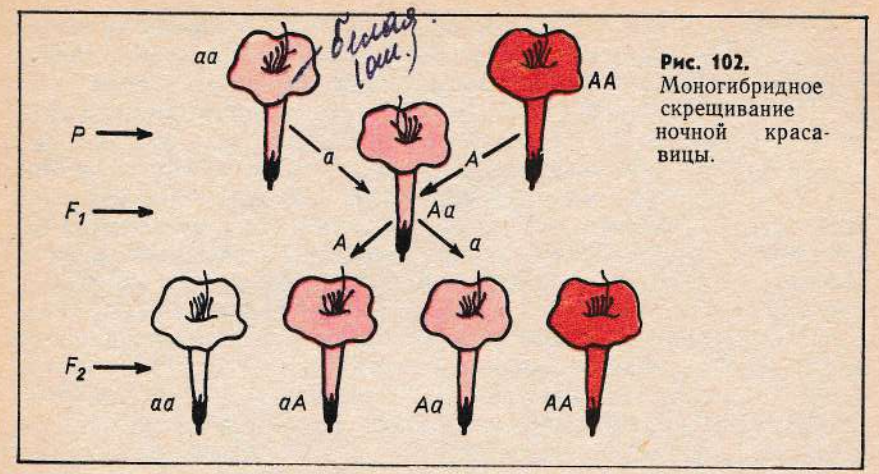


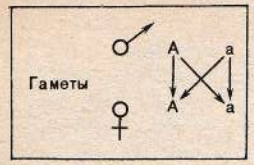
Рис. 102. Моногибридное скрещивание ночной красавицы.

две розовые и одна белая (1:2:1). Очевидно, в этом случае гетерозиготные (гибридные) растения и по внешности отличаются от гомозиготных (красных и белых).

Исследования разных растительных и животных объектов показали, что между полным доминированием (пример с горохом) и неполным доминированием (ночная красавица) не существует резких различий.

Гипотеза чистоты гамет. Статистический характер закона расщепления. В чем причина расщепления? Почему при гибридизации не возникает стойких гибридов, а появляются формы, сходные с родительскими в строго определенных численных отношениях? Для объяснения явления расщепления Мендель предложил гипотезу чистоты гамет, которая в дальнейшем получила подтверждение со стороны цитологии.

Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки (гаметы). Очевидно, гаметы несут материальные наследственные факторы — *гены,* которые определяют развитие того или иного признака. Обозначим ген, определяющий доминантный признак, какой-либо заглавной буквой алфавита (например, *A*) и соответствующий ему рецессивный ген — малой буквой (соответственно *a*). Обозначив скрещивание знаком умножения, мы можем представить себе скрещивание доминантной и рецессивной форм символами $AA \times aa = Aa$. Очевидно, гетерозиготная форма (F_1) имеет оба гена, как доминантный, так и рецессивный. Гипотеза чистоты гамет утверждает, что у гибридной (гетерозиготной) особи половые клетки чисты, т. е. имеют по одному гену из данной пары. Это означает, что у гибрида *Aa* будут в равном числе возникать гаметы *A* (доминантный ген) и *a* (рецессивный ген). Какие же между ними возможны сочетания? Очевидно, равновероятны четыре комбинации, поясняемые следующей схемой (значок ♂ означает мужские гаметы, а значок ♀ — женские).



В результате четырех комбинаций получатся сочетания $AA+Aa+aA+aa$, иначе, $AA+2Aa+aa$. Если мы будем иметь дело с доминантным и рецессивным признаками, то первые три сочетания дадут особей с доминантным признаком, четвертое — с рецессивным. Гипотеза чистоты гамет удовлетворительно объясняет причину расщепления и наблюдаемые при этом численные соотношения. Вместе с тем становятся ясны и причины различия в отношении дальнейшего расщепления особей с доминантными признаками в третьем и последующих поколениях гибридов. Особи с доминантными признаками по своей наследственной природе неоднородны. Одна из трех (AA), очевидно, будет давать гаметы только одного сорта (A) и, следовательно, при самоопылении или скрещивании с себе подобными не будет расщепляться. Две другие (Aa) дадут гаметы двух сортов, и в их потомстве будет происходить расщепление в тех же численных соотношениях, что и у гибридов второго поколения. Когда полного доминирования не наблюдается и гибриды носят промежуточный характер, особи наследственного состава Aa отличаются от гомозиготных форм не только по наследственной структуре, но и по видимым признакам (рис. 102).

Исходя из гипотезы чистоты гамет, мы можем углубить понятия гомозиготы и гетерозиготы. **Гомозиготами по данной паре признаков называют такие особи, которые образуют лишь один сорт гамет, и поэтому при самоопылении или скрещивании с себе подобными в потомстве не расщепляются. Гетерозиготы дают разные гаметы (несущие разные гены данной пары), и поэтому в их потомстве наблюдается расщепление.**

Гипотеза чистоты гамет устанавливает, что закон расщепления есть результат случайного сочетания гамет, несущих разные гены. Соединится ли гамета, несущая ген A, с другой гаметой, несущей ген A или же a, при условии равной жизнеспособности гамет и равного их количества, одинаково вероятно.

При случайном характере соединения гамет общий результат оказывается закономерным. Здесь видна статистическая закономерность, определяемая большим числом равновероятных встреч гамет. К числу статистических закономерностей, определяемых равной вероятностью встречи разных гамет, относится и закон расщепления (первый закон Менделя). Из сказанного становится понятно, что отношение 3:1 при моногибридном скрещивании (в случае полного доминирования) или 1:2:1 (при неполном доминировании) следует рассматривать как биологическую закономерность, основанную на статистических явлениях.

Цитологические основы гипотезы чистоты гамет. В то время, когда Мендель сформулировал гипотезу чистоты гамет, еще ничего не было известно о митотическом делении клетки, о развитии гамет, о мейозе. В настоящее время благодаря успехам цитологии законы Менделя получили твердую цитологическую базу. Каждый вид растений и животных обладает определенным

числом хромосом (стр. 158). В соматических клетках все хромосомы парные (за исключением половых хромосом). При созревании половых клеток происходит временное соединение парных (гомологических) хромосом, и в процессе мейоза они расходятся в разные клетки (рис. 93). Благодаря этому в гаметах оказывается половинное по сравнению с соматическими клетками число хромосом, причем от каждой пары хромосом имеется по одной.

Допустим для простоты, что у изучаемого нами организма имеется всего одна пара хромосом (рис. 103), а гены — это участки хромосом. Парные гены расположены в гомологичных хромосомах. Легко понять, что при мейозе, когда из каждой пары гомологичных хромосом в гаметах окажется по одной, в них будет и по одному гену из каждой пары. При образовании диплоидного набора хромосом в зиготе восстановится парность хромосом и локализованных в них генов. Если исходные родительские формы были гомозиготными и одна из них обладала хромосомами, несущими доминантные гены, а другая — рецессивные, то, понятно, гибрид первого поколения будет гетерозиготным. При созревании половых клеток у гетерозигот в процессе мейоза гомологичные хромосомы окажутся в разных гаметах и, следовательно, в гаметах будет по одному гену из каждой пары.

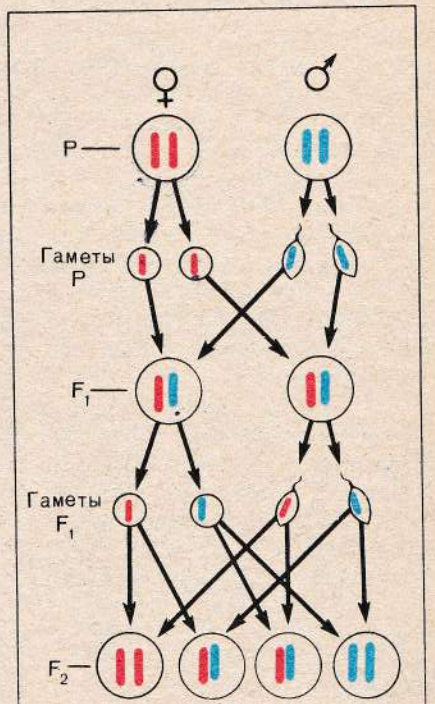


Рис. 103.
Цитологические основы моногибридного расщепления.
Хромосомы, несущие ген доминантного признака, красные; рецессивные — синие.

При делении клетки происходит удвоение хромосом (стр. 154). Ему предшествует редупликация молекул ДНК. Этот процесс связан и с удвоением генов (стр. 129).

Аллельные гены. Рассмотренный материал о закономерностях наследования при моногибридном скрещивании позволяет сформулировать некоторые основные понятия, необходимые для дальнейшего изучения генетики. На примере наследования у гороха, ночной красавицы и других объектов видно, что гены, определяющие развитие взаимоисключающих признаков, составляют пары. Такими парами являются, например, ген желтой и ген зе-

леной окраски семян гороха, ген белой и ген красной окраски цветка ночной красавицы и т. п. **Парные гены называют аллельными.** Следовательно, гены желтой и зеленой окраски семян гороха — это аллельные гены (аллели).

Аллельные гены располагаются в гомологических, т. е. парных, хромосомах, вследствие чего при мейозе они оказываются в разных гаметах.

1. У крупного рогатого скота ген безрогости (комолости) доминирует над геном рогатости. Какой результат можно ожидать от скрещивания гетерозиготного быка с гетерозиготными комолыми коровами? С гомозиготными комолыми коровами? Может ли от рогатых коровы и быка родиться комолый теленок? 2. В чем заключается цитологическая основа чистоты гамет? 3. Какие гены называют аллельными? 4. Объясните понятия гомозигота и гетерозигота.

58. ДИГИБРИДНОЕ И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ВТОРОЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ

Моногибридное скрещивание легко может быть проведено в опыте. Однако в природных условиях скрещивание обычно происходит между особями, различающимися по многим признакам. Каковы же в этих более сложных случаях закономерности наследования? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим дигибридное скрещивание, т. е. наследование двух пар признаков. В качестве примера обратимся вновь к разным горохам, изученным Менделем. Результаты опыта показаны на рисунке 104.

Исходными формами для скрещивания взяты, с одной стороны, горохи с желтыми и гладкими семенами, с другой — зелеными и морщинистыми. При таком скрещивании мы имеем дело с разными парами аллелей. Одна такая пара включает гены окраски семян (желтые, зеленые); вторая — формы семян (гладкие, морщинистые).

Если для скрещивания взяты гомозиготные формы, то все потомство в первом поколении гибридов будет обладать желтыми гладкими семенами. Следовательно, в первой паре генов доминантной окажется желтая окраска, рецессивной — зеленая (A—a). Во второй паре генов (обозначим их B—b) гладкая форма семян доминирует над морщинистой. При самоопылении или скрещивании между собой гибридов первого поколения произойдет расщепление. По фенотипу получатся четыре группы особей в различных численных отношениях: на девять желтых гладких (AB) будут приходиться три желтые морщинистые (Ab), три зеленые гладкие (aB) и одна зеленая морщинистая (ab). В кратком виде это расщепление можно представить следующей формулой:

$$9AB:3Ab:3aB:1ab.$$

Рассмотрим более подробно ход скрещивания и расщепления (рис. 104). Пользуясь принятыми символами, генотипы исходных гомозиготных родительских форм следует обозначить как $AABB$ и $aabb$. Исходя из гипотезы чистоты гамет, их половые

клетки должны нести по одному гену от каждой пары аллелей, т. е. гаметы будут у одной родительской формы AB, а у второй — ab. В результате оплодотворения получится гибрид генотипа $AaBb$. Этот гибрид гетерозиготен по двум парам аллелей, но так как у него присутствуют гены A и B, то по фенотипу он сходен с одним из родителей. Результаты расщепления во втором поколении можно предсказать, если знать, какие гаметы получаются у дважды гетерозиготных гибридов первого поколения. Так как в гамете из каждой пары аллелей может присутствовать только один ген (гипотеза чистоты гамет), то, очевидно, у двойных гетерозигот должны быть четыре сорта гамет, а именно: AB, Ab, aB, ab. Встреча между любыми двумя из этих гамет, принадлежащих различным родителям, одинаково вероятна. Из четырех по два может быть 16 различных комбинаций. Все они представлены на таблице, где выписаны также все 16 образующихся при этом генотипов. Во всех 16 квадратах нарисованы

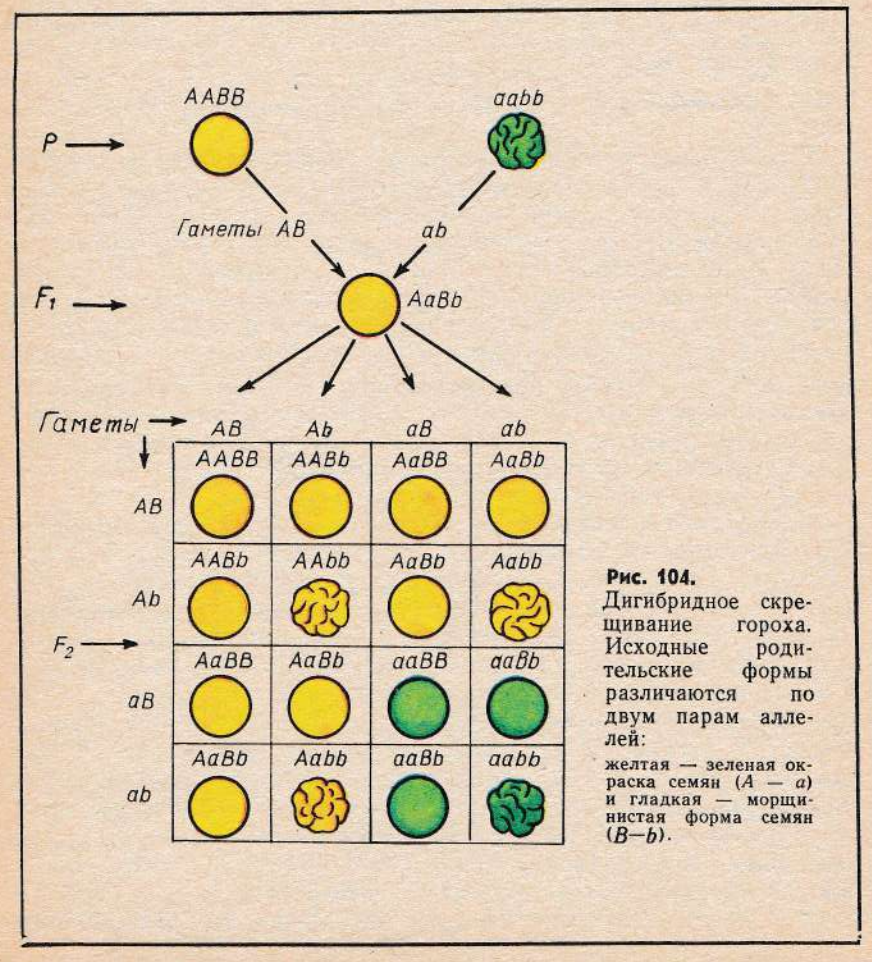


Рис. 104. Дигибридное скрещивание гороха. Исходные родительские формы различаются по двум парам аллелей:

желтая — зеленая окраска семян (A — a) и гладкая — морщинистая форма семян (B—b).

фенотипы соответствующих особей. Легко подсчитать окончательный результат расщепления F_2, который приведен выше.

Когда скрещиваются организмы, различающиеся по доминантным признакам, число возникающих во втором поколении гибридов F_2 различных генотипов значительно больше, чем число разных фенотипов. Как было показано, при дигибридном расщеплении наблюдаются четыре разных фенотипа. Большинство их слагается из нескольких генотипов. Среди растений гороха, обладающих желтыми гладкими семенами, как бы скрываются четыре разных генотипа, а именно: формы гомозиготные (*AABB*), гетерозиготы по признаку окраски семян (*AaBB*), гетерозиготы по признаку формы семян (*AABb*) и, наконец, формы гетерозиготные по обеим парам аллелей (*AaBb*). Таким образом, этот фенотип включает четыре разных генотипа. Растения с желтыми морщинистыми семенами представлены двумя генотипами — гомозиготами *AAbb* и гетерозиготами *Aabb*. Два генотипа скрываются за фенотипом с зелеными гладкими семенами, а именно: *aaBB* и *aaBb*. Рецессивные формы с морщинистыми зелеными семенами всегда гомозиготны и представлены одним генотипом *aabb*. Таким образом, число различных генотипических комбинаций у второго поколения гибридов F_2 оказывается равным девяти.

Рассмотренные количественные отношения между числом различных фенотипов и генотипов в F_2 при дигибридном скрещивании справедливы для аллелей с полным доминированием. При промежуточном характере наследования число фенотипически различных форм будет больше. Если по обоим признакам доминирование неполное, то количество фенотипически различных групп равняется числу генотипически различных групп.

Дигибридное скрещивание можно рассмотреть и на примере животных. На рисунке 105 изображено дигибридное скрещивание двух пород морских свинок — черных гладких с белыми мохнатыми. В данном случае черная окраска доминирует над белой, мохнатая шерсть — над гладкой. Из рисунка без дальнейших пояснений ясен ход скрещивания.

Второй закон Менделя. Сопоставим результаты дигибридного и моногибридного скрещиваний. Если учитывать результаты расщеплений по каждой паре генов в отдельности, то легко видеть, что соотношение, характерное для моногибридного скрещивания, сохраняется. При дигибридном расщеплении у горохов (стр. 218) отношение числа желтых семян (*A*) к зеленым (*a*) равняется 12:4(3:1). То же касается и отношения гладких семян (*B*) к морщинистым (*b*). Таким образом, дигибридное расщепление представляет собой, по существу, два независимо идущих моногибридных, которые как бы накладываются друг на друга. Это может быть выражено алгебраически как квадрат двучлена $(3+1)^2=3^2+2\times3+1^2$, или, что то же самое, $9+3+3+1$. Мы подошли, таким образом, к формулировке второго очень важного закона, установленного Менделем, который называют *законом независимого распределения генов*. Он гласит, что **расщепление**

Рис. 105.

Дигибридное скрещивание морских свинок. Скрещивание и ход расщепления в двух поколениях двух пород морских свинок, различающихся по двум аллелям — окраске и форме шерсти.

по каждой паре признаков идет независимо от других пар признаков.

Цитологические основы дигибридного скрещивания. Как связать закономерности дигибридного скрещивания с теми процессами, которые совершаются в половых клетках при их созревании и оплодотворении? Эти отношения поясняются на схеме (рис. 106). Диплоидный набор хромосом представлен здесь двумя гомологичными парами. В парных хромосомах расположены аллельные гены. В палочковидных хромосомах — гены *A* и *a*, в сферических хромосомах — гены *B* и *b*. В результате мейоза из каждой гомологичной пары хромосом в гаметах остается по одной (см. схему). В результате оплодотворения в двойной гетерозиготе *AaBb* в каждой паре хромосом будут разные гены одной пары аллелей (на схеме красная и синяя). При мейозе у гибрида первого поколения F_1 в равном количестве образуются четыре сорта гамет. Это зависит от того, что во время конъюгации хромосом, предшествующей их расхождению, взаимное расположение хромосом разных гомологических пар носит случайный характер.

Если, например, к одному полюсу отходит «синяя» палочковидная хромосома, то из другой пары с одинаковой долей вероятности может отойти или тоже «синяя», или «красная». В результате оплодотворения и развития второго поколения гибридов F_2 одинаково вероятно образование 16 категорий зигот.

Зная, что аллельные гены локализованы в гомологичных хромосомах, мы можем несколько иначе изобразить дигибридное скрещивание и расщепление, чем мы это делали до сих пор, представив в формулах гомологичные хромосомы в виде черточек. Генетическая формула исходных гомозиготных родительских форм приобретает следующий вид:

$$1)\ \frac{A}{A}\quad\frac{B}{B}\ \text{(вместо } AABB\text{)}\quad\text{и}\quad 2)\ \frac{a}{a}\quad\frac{b}{b}\ \text{(вместо } aabb\text{)};$$

соответственно формула двойной гетерозиготы будет выглядеть так: $\frac{A}{a}\ \frac{B}{b}$. Генотипы второго поколения приобретут следующий вид:

$\frac{A}{A}\ \frac{B}{B}$ (*AABB*), $\frac{A}{a}\ \frac{B}{B}$ (*AaBB*), $\frac{A}{A}\ \frac{B}{b}$ (*AABb*),

$\frac{A}{a}\ \frac{B}{b}$ (*AaBb*), $\frac{a}{a}\ \frac{B}{B}$ (*aaBB*), $\frac{a}{a}\ \frac{B}{b}$ (*aaBb*),

$\frac{A}{A}\ \frac{b}{b}$ (*AAbb*), $\frac{A}{a}\ \frac{b}{b}$ (*Aabb*), $\frac{a}{a}\ \frac{b}{b}$ (*aabb*).

Такой способ обозначения имеет то преимущество, что он указывает на связь генов с хромосомами.

Общие формулы расщепления. Пользуясь законами Менделя, можно разобраться и в более сложных случаях расщепления —

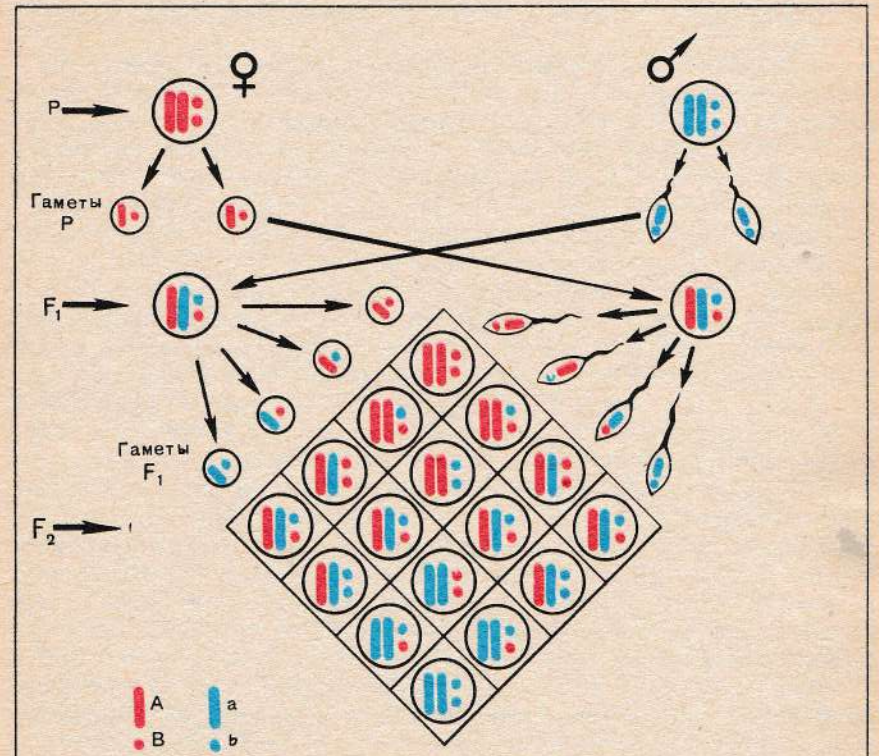


Рис. 106.
Цитологические основы дигибридного скрещивания. Хромосомы, несущие доминантные гены, красные; рецессивные — синие.

для тригибридов, тетрагибридов и т. п. В основе всегда будет лежать моногибридное расщепление в отношении 3:1 (при наличии доминирования). Для дигибридов это будет $(3:1)^2$, для тригибридов $(3\ 1)^3$, для *n*-й степени гибридности — $(3:1)^n$. Для тригибридов, где различия между родительскими формами сводятся к трем генам разных аллелей (назовем их условно *ABC* и *abc*), генотипическая формула тригетерозиготы первого поколения будет *AaBbCc* (или $\frac{A}{a}\ \frac{B}{b}\ \frac{C}{c}$). Рекомендуем, исходя из правила чистоты гамет, самостоятельно представить картину расщепления тригетерозиготы в F_2.

Анализирующее скрещивание. Все изложенное выше о закономерностях наследования признаков ясно показывает, что по фенотипу организма нельзя судить с достаточной полнотой о его наследственной структуре — его генотипе. Например, горох с желтыми гладкими семенами может быть гомозиготным (генотип *AABB*), а может быть и дигетерозиготным (*AaBb*) или гетерозиготным по одной паре аллелей (*AABb* и *AaBB*). Определить генотип можно лишь по характеру расщепления гибридного поколения.

При этом широко используется анализирующее скрещивание, которое представляет собой скрещивание особи, генотип которой мы хотим определить, с формой чисто рецессивной по изучаемым аллелям. Такое скрещивание имеет большие преимущества, заключающиеся в том, что позволяет в первом поколении гибридов определить гаметы анализируемой формы. Действительно, чисто рецессивная форма всегда гомозиготна (стр. 216). Например, зеленые морщинистые семена гороха имеют генотип *aabb* и дают гаметы только одного вида — *ab*.

Допустим, что горох, обладающий зелеными морщинистыми семенами, мы скрестили с горохом с желтыми гладкими семенами, генотип которых нам неизвестен, и получили потомство, в котором 25% растений обладает желтыми гладкими семенами, 25% — желтыми морщинистыми, 25% — зелеными гладкими и 25% — зелеными морщинистыми. Что можем мы на основании этих данных сказать о генотипе взятой нами для скрещивания формы? Очевидно, можно утверждать, что она образовывала 4 сорта гамет в равных количествах, т. е. другими словами, была гетерозиготной по двум парам аллелей. Приведенная ниже таблица поясняет данное скрещивание:

Желтые гладкие

AaBb

Зеленые морщинистые *aabb*	Гаметы	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
	Гаметы *ab*	*AaBb* желтые гладкие	*Aabb* желтые морщинистые	*aaBb* зеленые гладкие	*aabb* зеленые морщинистые

Допустим, в другом аналогичном скрещивании растений с теми же признаками мы не получили в потомстве никакого расщепления и все растения имели лишь доминантные признаки (желтые гладкие семена). Это указывает на то, что взятая нами особь была гомозиготной (*AABB*) по доминантным аллелям.

? **1. У томатов круглая форма плодов (*A*) доминирует над грушевидной (*a*), красная окраска плодов (*B*) — над желтой (*b*). Пользуясь генетическими формулами, напишите ход следующих скрещиваний: растение с красными округлыми плодами скрещено с растением, обладающим грушевидными желтыми плодами. В потомстве все растения дали красные округлые плоды. Каковы генотипы родителей? Гибридов? Напишите формулы. 2. Фенотипы родителей как в предыдущем опыте, но результат иной. Среди гибридов 25% растений дают красные округлые плоды, 25% — красные грушевидные плоды, 25% — желтые округлые плоды, 25% — желтые грушевидные плоды (отношение 1:1:1:1). Каковы генотипы родителей? Гибридов? 3. Фенотипы родителей те же, но результат расщепления иной. В потомстве 50% растений дают красные округлые плоды и 50% — красные грушевидные плоды. Каковы генотипы родителей? Гибридов? 4. Что такое анализирующее скрещивание и в чем его преимущество при генетическом анализе?**

59. ЯВЛЕНИЕ СЦЕПЛЕННОГО НАСЛЕДОВАНИЯ

Независимое распределение генов (второй закон Менделя) основано на том, что гены, относящиеся к разным аллелям, размещены в разных парах гомологичных хромосом. Естественно возникает вопрос: а как же будет происходить распределение разных (неаллельных) генов в ряде поколений, если они лежат в одной и той же паре хромосом? Такое явление должно иметь место, ибо число генов, которое удается установить путем гибридологического анализа, во много раз превосходит число хромосом. Очевидно, к генам, находящимся в одной хромосоме, закон независимого распределения (второй закон Менделя) не применим. Он должен быть ограничен лишь теми случаями, когда гены разных аллелей находятся в различных хромосомах.

Закономерность наследования при нахождении генов в одной хромосоме была тщательно изучена Т. Морганом и его школой. Основным объектом исследований служила небольшая плодовая мушка дрозофила (рис. 107). Это насекомое исключительно удобно для генетической работы. Мушка легко разводится в лабораторных условиях, плодовита, каждые 10—15 дней при оптимальной для нее температуре 25—26°С дает новое поколение, обладает многочисленными и разнообразными наследственными признаками, имеет небольшое число хромосом (в диплоидном наборе — 8).

Опыты показали, что гены, локализованные в одной хромосоме, оказываются сцепленными, т. е. наследуются преимущественно вместе, не обнаруживая независимого распределения. Рассмотрим конкретный пример. Если скрестить дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, обладающей темной

Рис. 107.

Разные наследственные формы мухи дрозофилы:

1 — серое тело, нормальные крылья; *2* — темное тело, рудиментарные крылья; *3* — серое тело, рудиментарные крылья; *4* — темное тело, нормальные крылья. Обе последние формы — результат перекомбинации признаков родительских форм вследствие перекреста хромосом.

окраской тела и зачаточными крыльями, то в первом поколении гибридов все мушки будут серыми с нормальными крыльями. Это гетерозигота по двум парам аллелей (серое тело, темное тело и нормальные крылья, зачаточные крылья). Проведем анализирующее скрещивание. Скрестим самок этих дигетерозиготных мух (серое тело и нормальные крылья) с самцами, обладающими рецессивными признаками — темным телом и зачаточными крыльями. Исходя из второго закона Менделя, можно было бы ожидать получение в потомстве мух четырех фенотипов: 25% серых с нормальными крыльями, 25% серых с зачаточными крыльями, 25% темных с нормальными крыльями, 25% темных с зачаточными крыльями.

На самом деле в опыте мух с исходной комбинацией признаков (серое тело — нормальные крылья, темное тело — зачаточные крылья) оказывается значительно больше (в данном опыте по 41,5%), чем мух с перекомбинированными признаками (серое тело — зачаточные крылья и темное тело — нормальные крылья). Их будет всего по 8,5% каждого типа (рис. 107). На этом примере видно, что гены, обусловившие признаки серое тело — нормальные крылья и темное тело — зачаточные крылья, наследуются преимущественно вместе, или, иначе говоря, оказываются сцепленными между собой. Это сцепление является следствием локализации генов в одной и той же хромосоме. Поэтому при мейозе эти гены не расходятся, а наследуются вместе. **Явление сцепления генов, локализованных в одной хромосоме, известно под названием закона Моргана.**

Число групп взаимно сцепленных генов соответствует гаплоидному числу хромосом данного вида. У мухи дрозофилы их 4, у кукурузы — 10. Соответствие числа групп сцепления числу хромосом представляет собой важное доказательство роли хромосом в наследственности.

Почему же все-таки среди гибридов второго поколения появляется небольшое число особей с перекомбинацией родитель-

Рис. 108.

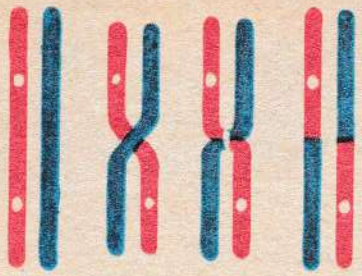


Схема перекреста хромосом

Два гена, расположенных в одной хромосоме (светлые круги в красной хромосоме), в результате перекреста оказываются в разных гомологичных хромосомах.

ских признаков? Почему сцепление генов не является абсолютным? Исследования показали, что эта перекомбинация генов обусловлена тем, что в процессе мейоза при конъюгации гомологичных хромосом (стр. 202) они иногда обмениваются своими участками, или, иначе говоря, между ними происходит перекрест (рис. 108). Ясно, что при этом гены, находившиеся первоначально в одной из двух гомологичных хромосом, окажутся в разных гомологичных хромосомах. Между ними произойдет перекомбинация. Процент перекреста для разных генов оказывается различным. Это зависит от расстояния между ними Чем ближе в хромосоме расположены гены, тем реже они отделяются при перекресте, тем выше процент сцепления. Это происходит потому, что хромосомы обмениваются различными участками и близко расположенные гены имеют больше вероятности оказаться вместе. Исходя из этой закономерности удалось для хорошо изученных в генетическом отношении организмов построить генетические карты хромосом, на которых нанесено относительное расстояние между генами.

У мухи дрозофилы перекрест и обмен частями гомологичных хромосом происходит только у самок. У самцов он отсутствует, и поэтому у них сцепление генов, расположенных в одной хромосоме, является полным. По этой причине для анализирующего скрещивания следует брать самку.

? **1. При какой форме взаимной локализации неаллельных генов осуществляется второй закон Менделя (независимого распределения) и при какой — закон сцепления Моргана? Поясните ответ схематическим рисунком.**

60. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

Взаимодействие генов. Новообразования при скрещивании. В рассмотренных выше примерах имело место относительно независимое проявление действия генов. Доминантный ген желтой окраски семян гороха вызывает развитие этого признака как в присутствии доминантного гена гладкой формы семян, так и при наличии аллельного ему рецессивного гена морщинистой формы семян. У морских свинок ген черной или белой окраски действует независимо от генов, определяющих характер развития шерстяного покрова. На основании знакомства с этими примерами может сложиться впечатление, что генотип организма

слагается из суммы отдельных, независимо действующих генов. Такое представление ложно. Хотя в одних случаях действие разных генов относительно независимо, но чаще между ними осуществляются разные формы взаимодействия.

Развитие признака организма обычно находится под контролем многих генов.

Рассмотрим наследование некоторых форм окраски шерсти у кроликов. Расцветка шерсти кроликов и других грызунов бывает очень разнообразной. Генетический анализ показал, что развитие окраски шерсти грызунов обусловлено участием многих генов.

Если скрестить серого и белого гомозиготных кроликов, то в первом поколении гибридов все потомство будет серым. В этом проявляется правило единообразия первого поколения гибридов и доминирование серой окраски над белой. При скрещивании этих гибридов между собой в F_2 происходит расщепление, которое в ряде случаев дает следующий, на первый взгляд неожиданный, результат: на 9 серых кроликов придется 3 с черной шерстью и 4 белых. Среди исходных родительских особей черных кроликов не было, и появление их в F_2 представляет собой пример новообразования при скрещивании (рис. 109).

Как же понять наблюдаемый в опыте ход расщепления? Генетический анализ показывает, что окраска шерсти определяется в данном случае двумя парами аллелей. Одна из них (обозначим ее C—c) есть основной ген окраски. Когда он присутствует в доминантном состоянии (C), получаются темноокрашенные кролики, которые могут быть и черными, и серыми. При рецессивном состоянии этого гена (c) пигмент совсем не образуется и кролики получаются белыми. Существует и другая пара аллелей (A—a), которая воздействует на распределение пигмента, если он уже есть. Ген A вызывает неравномерное распределение пигмента по длине волоса, который скапливается у его основания, тогда как кончик волоса

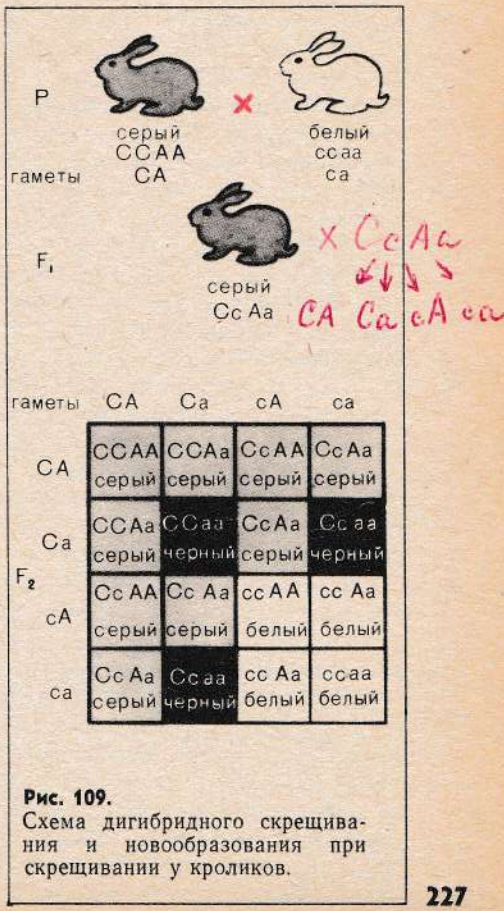


Рис. 109.
Схема дигибридного скрещивания и новообразования при скрещивании у кроликов.

оказывается лишенным пигмента. Такие кролики будут серыми. Рецессивная аллель этой пары (ген *а*) не оказывает влияния на распределение пигмента. Легко понять, что серыми будут те кролики, у которых присутствуют два доминантных (неаллельных) гена: *С* (наличие пигмента) и *А* (скопление пигмента у основания волоса). Кролики, у которых ген *С* будет сочетаться с *а*, окажутся равномерно окрашенными (черными). Наконец, рецессивный ген *с* во всех случаях (при сочетании как с *А*, так и с *а*) определит белую окраску шерсти. Наследование окраски шерсти по известной уже нам дигибридной схеме представлено на рисунке 109.

Белые кролики, как это видно из схемы, обладают разными генотипами. Одни из них — чисто рецессивные генотипического состава *ссаа*. Другие обладают наряду с рецессивным геном *с* доминантным геном *А* (гомо- или гетерозиготным). Эти кролики тоже белые, ибо ген *А* — распределитель пигмента в отсутствии гена *С* не имеет фенотипического выражения. Сравнение белых кроликов разного генотипа не дает возможности судить о генотипе по фенотипу.

Явление взаимодействия неаллельных генов распространено очень широко.

Множественное действие генов. На рассмотренных только что примерах было показано, что большинство наследственно обусловленных признаков организма находится под контролем не одного, а многих генов. Наряду с этим имеет место и другое явление. Часто ген оказывает свое действие не на один, а на ряд признаков организма. Приведем примеры. У большинства растений с красными цветками (наследственный признак) в стеблях тоже имеется красный пигмент. У растений с белыми цветками стебли чисто-зеленые. У растений водосбора ген, обусловливающий красную окраску цветка, имеет множественное действие. Он определяет фиолетовый оттенок листьев, удлинение стебля и бóльшую массу семян. Множество аналогичных примеров можно привести из животного мира. У плодовой мушки дрозофилы, которая генетически изучена очень полно, ген, определяющий отсутствие пигмента в глазах, снижает плодовитость, влияет на окраску некоторых внутренних органов и уменьшает продолжительность жизни.

Накопившийся в настоящее время в генетике обширный материал по изучению наследственности у самых различных растений, животных, микроорганизмов говорит о том, что гены проявляют множественное действие.

Приведенные факты и наблюдения, касающиеся взаимодействия генов и их множественного действия, позволяют нам значительно углубить общее представление о природе наследственной основы организма — генотипе. Факт расщепления в потомстве гибридов позволяет утверждать, что генотип слагается из отдельных элементов, генов, которые могут отделяться друг от друга и наследоваться независимо (вспомним второй закон Менделя). Вместе с тем генотип обладает целостностью и не может

рассматриваться как простая механическая сумма отдельных генов. Эта целостность генотипа, возникающая исторически в процессе эволюции вида, выражается прежде всего в том, что отдельные компоненты его (гены) находятся в тесном взаимодействии друг с другом. Развитие признаков организма определяется взаимодействием множества генов, а каждый ген обладает множественным действием, оказывая влияние на развитие не одного, а многих признаков организма. Генотип организма связан с определенными компонентами клетки, с ее хромосомным аппаратом, с ДНК.

1. Разберите подробно, пользуясь генетическими формулами, ход расщепления при анализирующем скрещивании дигетерозиготных серых кроликов с белыми чисто рецессивными. Какое получится потомство и в каких численных соотношениях? 2. Каков будет результат от скрещивания белого кролика, обладающего генотипом *ААсс*, и черного кролика — *ааСС*? 3. Какие факты доказывают, что генотип есть целостная система, а не простая сумма множества независимых единиц — генов? 4. В результате какого процесса нарушается сцепление генов?

61. ГЕНЕТИКА ПОЛА

Хорошо известно, что у раздельнополых организмов (в том числе и у человека) соотношение полов обычно составляет 1:1. Какие причины определяют пол развивающегося организма? Вопрос этот издавна интересовал человечество ввиду его большого теоретического и практического значения. Хромосомный комплекс самцов и самок у большинства раздельнополых организмов неодинаков. Познакомимся с этими различиями на примере набора хромосом у дрозофилы. На рисунке 110 изображены хромосомные комплексы самца и самки, они не вполне одинаковы. По трем парам хромосом самцы и самки не отличаются друг от друга. Но в отношении одной пары имеются существенные различия. У самки присутствуют две одинаковые (парные) палочковидные хромосомы; у самца имеется только одна такая хромосома, пару которой составляет особая, двуплечая хромосома. Те хромосомы, в отношении которых между самцами и самками нет различий, называют *аутосомами*. Хромосомы, по которым самцы и самки отличаются друг от друга, называют *половыми*. Таким образом, хромосомный комплекс дрозофилы слагается из шести аутосом и двух половых хромосом. Половую палочковидную хромосому, присутствующую у самки в двойном числе, а у самца в единичном, называют *Х*-хромосомой, вторую половую (двуплечая) хромосому самца (отсутствующая у самки) — *Y*-хромосомой.

Каким образом рассмотренные половые различия в хромосомных комплексах самцов и самок поддерживаются в процессе размножения? Для ответа на этот вопрос необходимо выяснить поведение хромосом в мейозе и при оплодотворении. Сущность этого процесса представлена на рисунке 111. При созревании половых клеток у самки каждая яйцеклетка в результате мейо-

Рис. 110.
Хромосомные комплексы самки и самца дрозофилы.

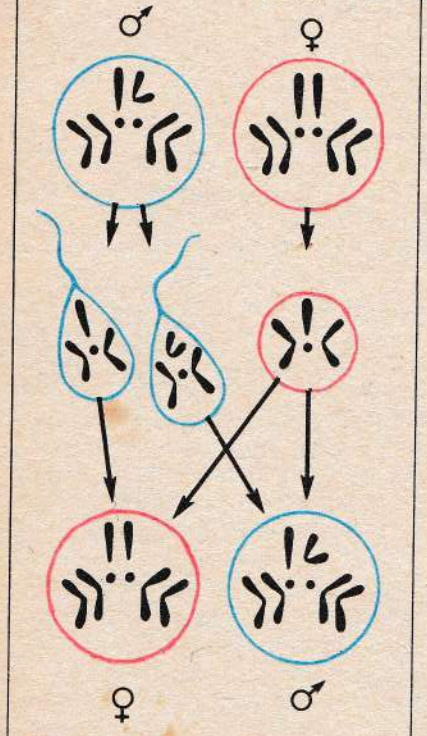


Рис. 111.
Механизм определения пола у дрозофил. У самца образуются гаметы двух категорий: одни несут в гаплоидном наборе *X*-хромосому, другие — *Y*-хромосому.

за получает гаплоидный комплект из четырех хромосом, в том числе по одной *X*-хромосоме. При мейозе у самца образуются сперматозоиды двух сортов. Во всех сперматозоидах имеется по 3 аутосомы. Половые хромосомы расходятся к противоположным полюсам. Таким образом, *X*-хромосома отходит к одному полюсу, а *Y*-хромосома — к противоположному. Благодаря этому у самцов в равных количествах образуются сперматозоиды двух сортов. Одни несут 3 аутосомы и *X*-хромосому, другие — 3 аутосомы и *Y*-хромосому. При оплодотворении равновероятны две комбинации. Яйцеклетка может быть оплодотворена спермием с *X*- или *Y*-хромосомой. В первом случае из оплодотворенного яйца разовьется самка, а во втором — самец. *Пол организма определяется в момент оплодотворения и зависит от хромосомного комплекса зиготы.*

У человека хромосомный механизм определения пола тот же, что и у дрозофилы. Диплоидное число хромосом человека — 46. В это число входят 22 пары аутосом (одинаковые у мужчин и женщин) и 2 половые хромосомы. У женщин это две *X*-хромосомы, у мужчин — одна *X*- и одна *Y*-хромосома (рис. 112). Соответственно у мужчин образуются сперматозоиды двух сортов с *X*- и *Y*-хромосомами.

У некоторых раздельнополых организмов (например, некоторых насекомых) *Y*-хромосома вообще отсутствует. В этих случаях у самца оказывается на одну хромосому меньше: вместо *X* и *Y* у него имеется одна *X*-хромосома. Тогда при образовании мужских гамет в процессе мейоза *X*-

Рис. 112.
Хромосомный комплекс мужчины (*слева*) и женщины (*справа*): у мужчин видны *X*- и *Y*-хромосомы, у женщины — две *X*-хромосомы.

хромосома не имеет партнера для конъюгации и отходит в одну из клеток. В результате половина всех сперматозоидов имеет *X*-хромосому, а другая половина лишена ее. При оплодотворении яйца спермием с *X*-хромосомой получается комплекс с двумя *X*-хромосомами, и из такого яйца развивается самка. Если яйцеклетка будет оплодотворена спермием без *X*-хромосомы, то разовьется организм с одной *X*-хромосомой (полученный через яйцеклетку от самки), который будет самцом.

Во всех рассмотренных выше примерах развиваются спермии двух категорий: либо с *X*- и *Y*-хромосомами (дрозофила, человек), либо половина спермиев несет *X*-хромосому, а другая совсем лишена половой хромосомы. Яйцеклетки в отношении половых хромосом все одинаковы. Во всех этих случаях мы имеем мужскую гетерогаметность (разногаметность). Женский пол гомогаметен (равногаметен). Наряду с этим в природе встречается и другой тип определения пола, характеризующийся женской гетерогаметностью. Здесь имеют место отношения, обратные только что рассмотренным. Разные половые хромосомы или только одна *X*-хромосома свойственны женскому полу. Мужской пол обладает парой одинаковых *X*-хромосом. Очевидно, в этих случаях будет иметь место женская гетерогаметность. После мейоза образуются яйцевые клетки двух сортов, тогда как в отношении хромосомного комплекса все спермии одинаковы (все несут одну *X*-хромосому). Следовательно, пол зародыша будет определяться тем, какое яйцо с *X*- или *Y*-хромосомой) будет оплодотворено.

Женская гетерогаметность имеет место у некоторых насекомых, например у бабочек. Среди позвоночных животных она характерна для птиц и пресмыкающихся.

Сцепленное с полом наследование. В рассмотренных выше различных примерах хода расщепления мы не учитывали, от кого гибрид получает тот или иной ген — от самца или самки. Никаких различий в этом отношении не наблюдается. Это вполне понятно, ибо гаметы, как мужские, так и женские, несут гаплоидные комплексы хромосом, которые, объединяясь при оплодотворении, дают диплоидный комплекс зиготы. Сказанное вполне справедливо в отношении аутосом. В отношении половых хромосом дело, как мы только что видели, обстоит иначе. Гетерогаметный пол (у человека, например, мужской пол) получает *X*-хромосому только от гомогаметного пола, и она присутствует у него в единственном числе. Например, все мужчины имеют только материнскую хромосому, тогда как женщины получают по одной *X*-хромосоме и от отца, и от матери. Очевидно, в отношении генов, локализующихся в *X*-хромосомах, наследование будет осуществляться несколько иначе, чем в отношении генов, локализованных в аутосомах. Рассмотрим пример, поясняющий особенности наследования через *X*-хромосому. Человеку свойственно тяжелое наследственное заболевание — гемофилия, одним из

Рис. 113.

Схема наследования гемофилии:

H — ген нормальной свертываемости крови, *h* — ген гемофилии. На схеме показано распределение половых хромосом, *x* и *y* в трех поколениях. При браке нормальной женщины с мужчиной-гемофиликом *X*-хромосома, несущая ген *h* перешла к дочери-носительнице, у которой болезнь не проявляется благодаря наличию второй *X*-хромосомы, несущей аллель *H*. В третьем поколении половина мальчиков получит ген *h* и будет больна гемофилией. Среди дочерей половина будет носительницами, внешне здоровыми.

проявлений которого является несвертываемость крови. Болеют гемофилией почти исключительно мужчины.

Гемофилия возникла как рецессивное наследственное изменение в *X*-хромосоме. Обычно носителями гемофилии являются внешне совершенно здоровые (по фенотипу) женщины, одна из *X*-хромосом которых несет ген гемофилии. Однако фенотипически он не проявляется в присутствии аллельного ему доминантного гена, обусловливающего нормальную свертываемость крови. Такая женщина-носительница передает гемофилию половине своих сыновей. У тех из них, кому попадает *X*-хромосома, несущая рецессивный ген гемофилии, эта болезнь проявится фенотипически, так как нет второй *X*-хромосомы, несущей нормальный доминантный аллельный ген.

Все эти отношения можно легко понять, разобравшись в схеме (рис. 113). Вероятность заболевания гемофилией женщины ничтожно мала. Это может произойти в случае брака гетерозиготной по гемофилии женщины с больным гемофилией мужчиной. Можно говорить, что гемофилия — признак, сцепленный с полом. По такой же точно схеме у человека наследуется и дальтонизм (неспособность различать красный и зеленый цвета).

Таких признаков известно довольно много у домашних животных и птиц.

1. У плодовой мухи дрозофилы белоглазость определяется рецессивным геном, локализованным в *X*-хромосоме. Как пойдет расщепление в F_1, если скрестить белоглазую самку с красноглазым самцом? Если скрестить между собой гибриды первого поколения? 2. Как пойдет наследование цвета глаз в F_1 и F_2, если скрестить красноглазую гомозиготную самку дрозофилы с белоглазым самцом? 3. Отец страдает гемофилией. Мать здорова. Сын — гемофилик. Можно ли сказать в данном случае, что сын унаследовал гемофилию от отца?

ГЛАВА XII.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Развитие фенотипа организма определяется взаимодействием его наследственной основы — генотипа — с условиями внешней среды. При одном и том же генотипе, но при разных условиях развития признаки организма могут существенно различаться.

62. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Различные признаки организма неодинаково реагируют на изменение внешних условий. Одни из них очень пластичны и изменчивы, другие менее изменчивы, наконец, третьи лишь в очень малой степени могут быть изменены условиями среды. У рогатого скота удой во многом зависит от кормления и ухода. Хорошо известно, что удой можно значительно повысить подбором кормов нужного качества и количества. От условий кормления и содержания в меньшей степени, чем количества молока, зависит его жирномолочность. Процент жира в молоке — довольно постоянное свойство породы, хотя изменением пищевого рациона и его тоже удается несколько изменить. Гораздо более постоянным признаком является масть. При самых различных условиях она почти не изменяется.

Не следует, однако, думать, что окраска шерсти совсем не зависит от условий развития. У некоторых млекопитающих на окраску шерсти влияет температура окружающей среды. Например, порода горностаевых кроликов характеризуется тем, что при обычных условиях бóльшая часть шерсти кролика белая, черная шерсть развивается лишь на ушах, лапах и хвосте. Если выбрить или выщипать шерсть на спине, то при положительной температуре опять вырастет белая шерсть. Но если кролика держать при низкой температуре (около 0°), то вместо белой вырастет черная шерсть. Можно сказать, что наследственна в данном примере способность развивать белую шерсть на спине при высокой температуре и черную — при низкой.

Норма реакции. У организмов проявление действия генов и генотипа в целом зависит от условий среды. Эта форма изменчивости, не связанная с изменением генотипа, носит название *модификационной*. Пределы модификационной изменчивости для разных признаков и при разных условиях, как это показано на рассмотренных примерах, могут быть очень различными. **Пределы модификационной изменчивости признака называют его нормой реакции.** Одни признаки (например, молочность) обладают очень широкой нормой реакции, другие (окраска шерсти) — гораздо более узкой.

На основе рассмотренных фактов мы можем углубить данное выше (стр. 211) представление о сущности явления наследственности. *Наследуется не признак, как таковой, а способность*

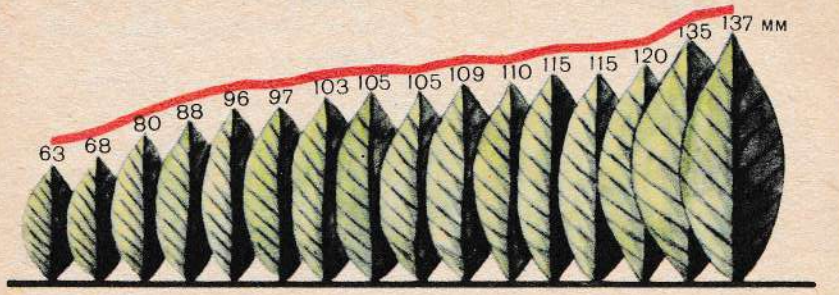
организма (его генотипа) в результате взаимодействия с условиями развития давать определенный фенотип, или, иначе говоря, наследуется норма реакции организма на внешние условия. Не существует, например, наследственного признака какой-либо породы рогатого скота давать 4000 *л* молока в год. Этот признак выявляется лишь при определенном режиме кормления и содержания.

Широкая норма реакции (широкая приспособляемость) в природных условиях может иметь важное значение для сохранения и процветания вида. Однако отклонения, вызванные внешними условиями, не изменяют генотипа, они лежат в пределах нормы его реакции.

Управление доминированием. У гибрида доминантный и рецессивный признаки определяются прежде всего особенностями гена и его влиянием на развитие признака. Поскольку, однако, фенотип всегда зависит от двух начал — генотипа и условий развития, то можно ожидать, что у гибрида, меняя условия развития, можно воздействовать на характер доминирования признака. Вопрос о возможности управления доминированием и направлением индивидуального развития организма разрабатывался на плодово-ягодных растениях И. В. Мичуриным. Он установил важную закономерность доминирования признаков у гибридов. На ряде примеров по гибридизации плодовых деревьев Мичурин показал, что *у гибридов преимущественно доминируют те признаки, которые в окружающей среде встречают наиболее благоприятные условия для своего развития.* Гибриды, полученные в результате скрещивания западноевропейских и американских сортов плодовых деревьев (из стран с мягким климатом) с местными сортами из Тамбовской области (с суровым континентальным климатом), Мичурин выращивал в условиях открытого грунта. В этих условиях проявлялось доминирование признаков зимостойкости, свойственной местным сортам. Управление доминированием изучено еще недостаточно.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. В течение всей жизни, от момента оплодотворения до самой смерти, организмы подвергаются действию самых разнообразных условий среды. Нельзя представить себе двух растений одного вида, произрастающих, например, на лугу или в лесу, условия жизни которых были бы совершенно одинаковы. Поскольку эти условия никогда не бывают совершенно сходными, фенотипы разных особей тоже не вполне тождественны. Если мы измерим длину и ширину листьев, взятых с одного дерева, то увидим, что размеры их варьируют в довольно широких пределах (рис. 114). Эта изменчивость — результат разных условий развития листьев на ветвях дерева; генотип их одинаков. Если некоторое количество листьев расположить в порядке нарастания или убывания признака (например, длины), как это изображено на рисунке 114, то получится ряд изменчивости данного признака, который носит название *вариационного ряда,* слагающегося из отдельных вариант.

Рис. 114.



Вариационный ряд листьев лавровишни.

Если мы подсчитаем число отдельных вариант в вариационном ряду, то увидим, что частота встречаемости их неодинакова. Чаще всего встречаются средние члены вариационного ряда, а к обоим концам ряда частота встречаемости будет снижаться.

Рассмотрим это на примере изменчивости числа колосков в колосе пшеницы. Для изучения возьмем генетически однородный чистосортный материал. Подсчитав число колосков в разных колосьях, установим, что это число варьирует от 14 до 20. Возьмем, не выбирая, подряд 100 колосьев и определим частоту встречаемости разных вариант. Мы увидим, что чаще всего встречаются колосья со средним числом колосков (16—18), реже — с большим или меньшим числом их. Вот результат одного из таких подсчетов:

число колосков в колосе	14	15	16	17	18	19	20
количество колосьев	2	7	22	32	24	8	5

Верхний ряд цифр — выписанный в ряд варианты от наименьшей к большей. Нижний ряд — частота встречаемости каждой варианты. Если сложить ряд нижних цифр, получим 100, что и соответствует числу отдельных наблюдений. Распределение вариант в вариационном ряду можно выразить наглядно на графике, который построим следующим образом. По горизонтали (на оси абсцисс) отложим на одинаковых расстояниях отдельные варианты в нарастающем порядке (рис. 115). На оси ординат нанесем числа, соответствующие частоте встречаемости каждой варианты в произвольно выбранном масштабе. На горизонтальной оси восстановим перпендикуляры до уровня, соответствующего частоте встречаемости каждой варианты. Точки пересечения перпендикуляров с линиями, соответствующими частоте встречаемости вариант, соединим прямыми. Получим кривую, которая выражает изменчивость в числе колосков в колосе пшеницы. Наиболее высокая точка кривой изменчивости соответствует варианте с наибольшей частотой встречаемости. **Графическое выражение изменчивости признака, отражающее как раз-**

Рис. 115. Вариационная кривая числа колосков в колосе пшеницы.

мах вариаций, так и частоту встречаемости отдельных вариант, называют вариационной кривой.

Какими же причинами вызвано такое распределение вариант в вариационном ряду? Причина этого — внешняя среда и воздействие ее на организм. С начала жизни, в течение всего периода развития и до самой смерти каждый организм подвергается действию различных факторов среды. Среди семян пшеницы, высеянных на поле, нельзя найти два семени, развитие которых протекало бы в совершенно одинаковых условиях. Глубина заделки в почву, физические свойства почвы, взаимодействие и конкуренция с соседними растениями, увлажнение и освещенность и т. п. — все это варьирует в различных направлениях и отражается на развитии фенотипа. Для того чтобы получить крайнее (наиболее выраженное или наиболее слабое) развитие признака, нужно, чтобы все эти многочисленные факторы среды действовали примерно в одном направлении. Чтобы получить большой колос с многими колосками, нужно, чтобы вся сумма факторов оказалась наиболее благоприятной из всех возможных сочетаний условий среды. На самом деле большинство растений испытывает воздействия различного характера. Одни благоприятствуют развитию признака, другие задерживают его. При этом фенотип их оказывается где-то среди средних вариант вариационного ряда. Чем больше стандартизированы условия развития, тем меньше выражена модификационная изменчивость, тем короче будет вариационный ряд. *Чем разнообразнее условия среды, тем шире модификационная изменчивость.* Размах вариации зависит и от генотипа.

Чтобы дать объективную характеристику изменчивого признака, недостаточно ограничиться изучением одной или немногих особей. Нужно установить размах изменчивости и построить вариационную кривую. Выражением развития признака является его средняя величина. Она вычисляется как средняя арифметическая всего вариационного ряда. Численное выражение признака для каждой варианты умножают на число вариант. Все эти произведения складывают и затем делят на общее число вариант. Это может быть выражено следующей формулой:

$$M = \frac{\Sigma(v \cdot p)}{n},$$

где M — средняя величина, v — варианта, p — частота встречаемости вариант, Σ — знак суммирования и n — общее

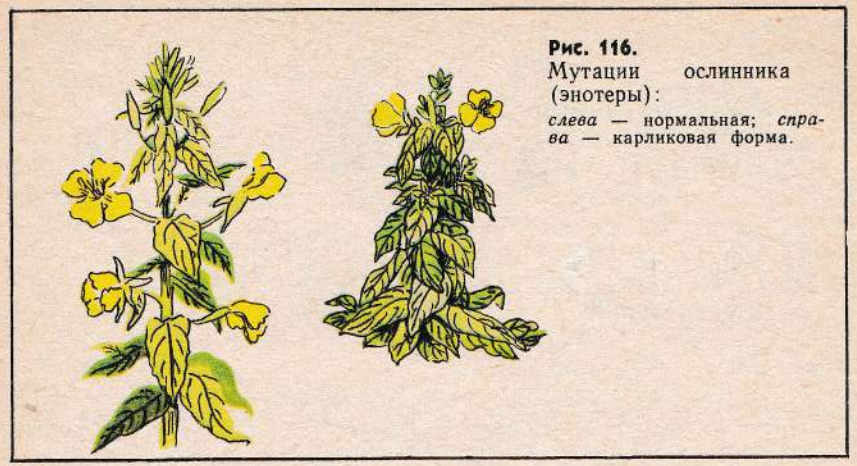


Рис. 116. Мутации ослинника (энотеры): *слева* — нормальная; *справа* — карликовая форма.

число вариант вариационного ряда. Вычислим по этой формуле среднюю величину для приведенного выше вариационного ряда числа колосков пшеницы. Умножим каждую варианту на частоту ее встречаемости. Это составит: $14 \times 2 = 28$; $15 \times 7 = 105$; $16 \times 22 = 352$; $17 \times 32 = 544$; $18 \times 24 = 432$; $19 \times 8 = 152$; $20 \times 5 = 100$. Далее суммируем все эти произведения, что дает в данном случае 1713. Разделив эту сумму на общее число вариант ряда, которое равняется 100, получим среднюю величину, равную 17,13.

1. Пользуясь комнатными растениями или гербарием, постройте вариационный ряд и вариационную кривую числа пар листочков в сложном листе. Пользуясь приведенной на странице 236 формулой, вычислите среднюю величину. 2. Приведите примеры признаков различных животных и растений, обладающих широкой и узкой нормой реакции.

63. МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Разнообразие формы и проявления модификационной изменчивости не затрагивают генотипа организма. Наряду с модификациями существует другая форма изменчивости, меняющая генотип. Эту форму изменчивости называют *генотипической* или *мутационной*, а отдельные изменения — *мутациями*. Наследственные изменения могут быть также результатом перекомбинации генов при скрещивании (стр. 226).

Существование наследственных изменений было известно Дарвину. Вся его теория эволюции вытекает из учения о естественном отборе наследственных изменений. Наследственная изменчивость — необходимая предпосылка естественного и искусственного отбора. Однако во времена Дарвина еще отсутствовали опытные данные по наследственности и законы наследования не были известны. Это не давало возможности строго различать разные формы изменчивости.

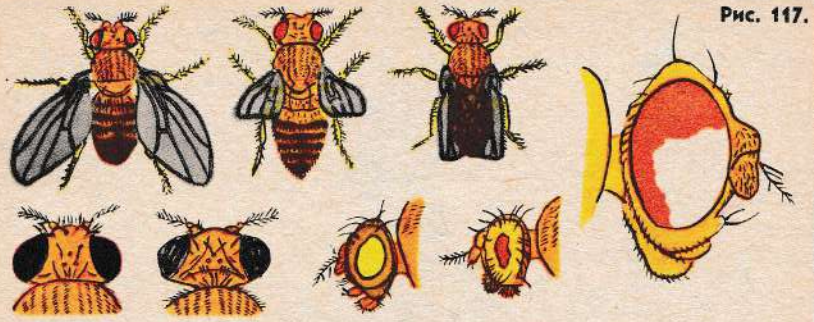


Рис. 117.

Различные мутации дрозофилы:
верхний ряд — изменение формы и размеров крыльев; *нижний ряд* — изменение пигментации и формы глаз; *справа* — соматическая мутация пигментации глаза у мухи дрозофилы. В нижней части глаза пигмент не развит.

Понятие мутаций было введено в науку голландским ботаником де Фризом. У растения ослинник (энотера) он наблюдал появление резких, скачкообразных отклонений от типичной формы растения, причем эти отклонения оказались наследственными (рис. 116). Дальнейшие исследования на различных объектах — растениях, животных, микроорганизмах — показали, что явление мутационной изменчивости свойственно всем организмам.

Материальной основой генотипа являются хромосомы. Мутации — это изменения, происходящие в хромосомах под влиянием факторов внешней или внутренней среды. Этим они отличаются от комбинативной изменчивости или комбинаций, которые возникают при слиянии в зиготе гамет, несущих разные гены. Мутации — это вновь возникающие изменения в генотипе, тогда как комбинация — сочетание уже ранее существовавших генов. Мутации затрагивают разнообразные стороны строения и функции организма. Например, у дрозофилы (рис. 117) известны мутационные изменения формы крыльев (вплоть до полного их исчезновения), окраски тела, развития щетинок на теле, формы глаз, их окраски (красные, желтые, белые, вишневые и т. п.), а также многих физиологических признаков (продолжительность жизни, плодовитость, стойкость к разным повреждающим воздействиям и т. п.).

Наряду с резкими наследственными отклонениями гораздо чаще встречаются небольшие мутации, лишь немногим отличающиеся от исходных форм. Тем не менее указанный де Фризом признак мутаций — их скачкообразный характер и наследственность — остается в силе. Мутации совершаются в различных направлениях и сами по себе не являются приспособительными, полезными для организма изменениями. Об этом уже говорилось в главе, посвященной дарвинизму.

Существуют и такие наследственные изменения, которые вызывают гибель организма; чаще они бывают рецессивными, но могут быть и доминантными.

Генные мутации. Различают несколько типов мутаций по характеру изменений генотипа. Наиболее распространенными являются мутации, не связанные с видимыми в микроскоп изменениями строения хромосом. *Такие мутации представляют собой качественные изменения отдельных генов и носят название генных мутаций.* На основании исследований, проведенных главным образом на микроорганизмах, установлено, что такие мутации связаны с преобразованием химической структуры ДНК, входящей в состав хромосом. Последовательность оснований определяет состав образующейся на ДНК молекулы РНК, а она, в свою очередь, обусловливает последовательность аминокислот при синтезе белковой молекулы (стр. 181). Химическая основа генных мутаций заключается в изменении расположения нуклеотидов в цепочке ДНК или в выпадении отдельных нуклеотидов.

Хромосомные мутации. Наряду с генными известны мутации, связанные с видимыми преобразованиями хромосом, которые доступны микроскопическому изучению. К числу таких изменений относятся, например, перемещение части одной хромосомы на другую, ей негомологичную, поворот участка внутри хромосомы на 180° и ряд структурных изменений отдельных хромосом.

К особой группе мутаций относятся изменения числа хромосом. Эти мутации сводятся к появлению лишних или утере некоторых хромосом. Такого рода изменения в хромосомном составе происходят при нарушении в силу каких-либо причин нормального хода мейоза, когда вместо нормального распределения хромосом между полюсами веретена деления, а затем и дочерними клетками обе гомологичные хромосомы отходят к одному полюсу. Обычно такого рода нарушения оказываются неблагоприятными, снижающими жизнеспособность.

Особый тип наследственных изменений представляет собой явление *полиплоидии,* которое выражается в кратном увеличении числа хромосом. Возникновение полиплоидов обычно связано с нарушением процессов митоза или мейоза. При митотическом делении хромосомы иногда не расходятся к полюсам и не образуют дочерних ядер, а остаются в том же ядре. Если этот процесс происходит не в половой, а в соматической клетке с диплоидным набором хромосом, то сразу возникает клетка, содержащая в два раза больше хромосом, чем диплоидная, (тетраплоидная) клетка. Она имеет, следовательно, вместо двух гаплоидных наборов четыре ($4n$). Если это наблюдается при мейозе, то конъюгирующие гомологичные хромосомы не расходятся к противоположным полюсам и возникают диплоидные гаметы. Если такая гамета при оплодотворении сольется с нормальной гаплоидной, то возникает триплоидная зигота ($3n$). Если обе гаметы окажутся диплоидными, то возникает тетраплоидная зигота ($4n$).

Полиплоидные виды довольно часто наблюдаются в природе у растений и очень редко встречаются у животных. Полиплоиды у растений по сравнению с диплоидами часто характеризуются более мощным ростом, большим размером и массой семян и пло-

дов и т. п. В генетико-селекционной работе по созданию высокопродуктивных сортов растений явление полиплоидии широко используют на практике.

В настоящее время разработаны методы, позволяющие получать полиплоиды экспериментально, воздействуя на делящуюся клетку некоторыми ядами (например, колхицином), разрушающими веретено деления, но не препятствующими удвоению хромосом.

Таким образом, мутации всегда связаны с изменениями в строении или числе хромосом. Если эти изменения происходят в половых клетках, то они проявляются в том поколении, которое развивается из половых клеток. Но подобные изменения могут иметь место и в соматических клетках. Их называют *соматическими мутациями*. Такие мутации приводят к изменению признака только части организма, развивающегося из измененных клеток. На рисунке 117 изображена соматическая мутация белоглазости, захватившая часть глаза дрозофилы.

У животных соматические мутации не передаются последующим поколениям, поскольку из соматических клеток новый организм не возникает. Другое дело у растений. При помощи отводков и прививок иногда удается сохранить возникшее изменение, и оно оказывается стойким, наследственным.

Частота и причины мутаций. Учет возникающих мутаций представляет большие трудности. Большинство мутаций рецессивны. Они возникают в генах, локализованных в хромосомах половых клеток. Гамета, несущая вновь возникшую рецессивную мутацию, при оплодотворении обычно соединяется с гаметой, которая такой мутации не несет. Поэтому вновь возникшая рецессивная мутация фенотипически не проявится. Однако в последующих поколениях она будет размножаться вместе с несущей ее хромосомой и распространяться среди особей данного вида. Лишь когда соединятся две гаметы, несущие одну и ту же рецессивную мутацию, она проявится фенотипически.

Исследования показали, что в природных условиях мутация каждого отдельно взятого гена происходит очень редко. На первый взгляд может возникнуть представление, что такая малая изменчивость гена не может дать достаточного материала наследственной изменчивости для естественного отбора. На самом деле это не так. У организма имеется несколько тысяч генов, так что общее число мутаций оказывается значительным. Для той же дрозофилы, например, высчитано, что около 5% ее гамет несут какую-нибудь мутацию. Прямые исследования распространения мутаций в природных популяциях дрозофилы, проведенные в разных географических зонах, показали, что они «насыщены» разнообразными мутациями, большинство которых в силу рецессивности фенотипически не проявляется. Значительная стойкость гена имеет большое биологическое значение. Если бы гены легко и часто изменялись, то существование видов стало бы невозможно, ибо в каждом поколении организмы превращались бы в нечто совершенно новое, непохожее на родителей.

Относительная стойкость видов — важное условие приспособленности организма к среде обитания.

Способность к мутированию — одно из основных свойств гена. Разумеется, каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной. Однако в большинстве случаев эти причины остаются нам неизвестными. Мутации связаны с изменениями во внешней среде. Это убедительно доказывается тем, что различными внешними факторами удается резко повысить число возникающих мутаций. Особенно эффективно действующими факторами экспериментального получения мутаций оказываются такие, которые влияют на нуклеиновые кислоты. Это вполне понятно, так как материальной основой генов служит ДНК.

Экспериментальное получение мутаций. Впервые в опыте резкое повышение числа возникающих наследственных изменений было получено действием лучей Рентгена. Под влиянием рентгенизации число получаемых мутаций удалось повысить в 150 раз и даже более. С тех пор экспериментальное получение мутаций осуществлено на различных организмах, от бактерий и вирусов до млекопитающих и цветковых растений. Кроме лучей Рентгена и других форм ионизирующей радиации, мутации могут быть вызваны различными химическими и физическими воздействиями: температурой, изменением газового режима, влажности и т. п. Изменения, затрагивающие процессы обмена веществ, в особенности затрагивающие синтез ДНК, оказывают влияние на мутационный процесс. Исследования показали, что дело сводится к увеличению их частоты. Экспериментально вызываемые наследственные уклонения совершаются в различных направлениях, так же как и естественный процесс мутационной изменчивости. Лишь в последнее время намечаются некоторые пути воздействия на направление мутаций. Получение мутаций имеет и практическое значение, так как повышает наследственную изменчивость, давая материал для отбора.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Важная закономерность была установлена Н. И. Вавиловым. Она известна под именем закона гомологических рядов наследственной изменчивости. Сущность этого закона сводится к тому, что *виды и роды, генетически близкие* (связанные друг с другом единством происхождения), *характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости*. Зная наследственные изменения у одного вида, можно предвидеть нахождение сходных изменений у родственных видов и родов. Несколько примеров гомологических рядов изменчивости в семействе злаков даны в прилагаемой таблице на странице 242.

У животных мы также встречаемся с проявлением этой закономерности. Например, у грызунов существуют гомологические ряды по окраске шерсти.

Закон гомологических рядов — эта общая закономерность наследственной изменчивости. Она имеет важное практическое значение, так как облегчает поиски наследственных уклонений для отбора.

Гомологические ряды наследственной изменчивости в семействе злаковых (по Н. И. Вавилову) [1].

		Наследственно варьирующие признаки	Рожь	Пшеница	Ячмень	Овес	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
Соцветия	Пленчатость	Пленчатое (плотно заключено в колосковых чешуях)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Голое (легко освобождается от чешуй)	+	+	+	+	+	+	+	+	
	Остистость	Остистое	+	+	+	+		+		+	+
		Безостое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Короткоостистое	+	+	+	+	+	+		+	+
Зерно	Окраска	Белая	+	+	+	+	+	+	+	+	
		Красная	+	+	+			+	+	+	
		Зеленая (серо-зеленая)	+	+	+	+	+		+	+	
		Черная (темно-серая)	+	+	+			+	+	+	+
		Фиолетовая	+	+	+				+	+	
	Форма	Округлая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Удлиненная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Консистенция	Стекловидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Мучнистая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Биологические признаки	Образ жизни	Озимый	+	+	+	+				+	
		Яровой	+	+	+	+	+	+	+	+	
		Полуозимый	+	+	+	+	+	+		+	
	Скороспелость	Поздняя	+	+	+	+	+	+	+	+,	+
		Ранняя	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Знак «+» означает наличие наследственных форм, обладающих указанным признаком.

? **1. В чем различия между модификационной и мутационной изменчивостью? 2. Что такое полиплоидия? Какие вы знаете методы экспериментального получения полиплоидов? 3. В чем сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости?**

64. НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ ГЕНЕТИКИ

Природа гена и генотипа. Ознакомившись с основными законами генетики, мы можем теперь подвести некоторые итоги и углубить наше представление о природе гена и генотипа организмов. Наследственная основа (генотип) организма представляет собой систему, слагающуюся из отдельных относительно независимых элементов — генов. Реальность гена доказывается двумя основными группами фактов: 1) относительно независимым комбинированием при расщеплении; 2) способностью изменяться — мутировать. К числу основных свойств гена относится и его способность к удвоению при удвоении хромосом. Гены обладают значительной устойчивостью, что и определяет относительное постоянство вида. Между генами осуществляется тесное взаимодействие, в результате чего генотип в целом не может рассматриваться как простая механическая сумма генов, а представляет собой сложную, сложившуюся в процессе эволюции организмов систему.

Материальной основой генов служат хромосомы, в состав которых входят ДНК и белки. Биохимической (молекулярной) основой перечисленных выше свойств гена является способность ДНК к самоудвоению (редупликации). В основе действия гена в процессе развития организма лежит его способность через посредство РНК определять синтез белков. В молекуле ДНК как бы записана информация, определяющая химическую структуру белковых молекул.

Этот механизм является общим на всех ступенях эволюции органического мира, от вирусов и бактерий до млекопитающих и цветковых растений. Это указывает на то, что биологическая роль нуклеиновых кислот определилась на очень ранних этапах эволюции жизни, возможно, в самый момент перехода от неживого к живому.

Несмотря на большие успехи в развитии генетики, еще многие вопросы не решены наукой. Так, еще не вполне ясен вопрос, каким образом гены действуют в процессе индивидуального развития организма (онтогенеза). В каждой клетке имеется диплоидный набор хромосом, а следовательно, и весь набор генов данного вида. Очевидно, что в разных клетках и тканях функционируют лишь немногие гены, а именно те, которые определяют свойства данной клетки, ткани, органа. Каков же механизм, обеспечивающий активность определенных генов? Эта проблема сейчас усиленно разрабатывается в науке.

Цитоплазматическая наследственность. Все данные современной генетики утверждают ведущую роль хромосом в наследственности. Хромосомная теория основывается на огромном количестве фактов (стр. 224). Но и в цитоплазме существуют структуры, которые наряду с хромосомами ядра играют роль в наследственной передаче.

Приведем примеры цитоплазматической наследственности.

У растений пластиды (в том числе и хлоропласты) размножаются путем деления. Эти органоиды, так же как и клеточное ядро, обладают способностью к самовоспроизведению. У цветковых растений пластиды передаются следующему поколению через яйцевые клетки, так что между пластидами последующих поколений имеется непосредственная преемственность. Через пыльцевую трубку передача пластид тоже возможна, но в небольшом количестве и не всегда. У ряда растений описаны наследственные изменения (мутации), касающиеся свойств хлоро-

[1] Таблица взята из работы Н. И. Вавилова «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», 1935.

пластов. Одним из таких изменений является потеря (полная или частичная) хлоропластами способности к синтезу хлорофилла. Если это изменение затронет только часть клеток, то получается характерная картина пестролистности, которая выражается в том, что отдельные части листа и других зеленых органов растений лишены хлорофилла и оказываются светлыми. Кроме хлоропластов самовоспроизводящимися органоидами клетки являются митохондрии (стр. 142). В них так же, как и в хлоропластах, обнаружена ДНК. В настоящее время главным образом у одноклеточных организмов (дрожжи, простейшие) найдены мутации, связанные с изменением ДНК митохондрий. У многоклеточных организмов, размножающихся половым путем, характерной чертой цитоплазматической наследственности является передача по материнской линии. Это объясняется тем, что яйцо богато цитоплазмой, а сперматозоид почти лишен ее.

Все это позволяет говорить наряду с ядерной и о цитоплазматической наследственности, играющей, однако, второстепенную, подчиненную роль.

? **1. Что является материальной основой гена? Объясните подробно, как вы понимаете выражение «наследственная информация записана в последовательности органических азотистых оснований молекулы ДНК». 2. Одинакова или различна наследственная информация, записанная в ДНК хромосом нервной и эпителиальной клеток одного и того же организма? Подробно аргументируйте ваш ответ.**

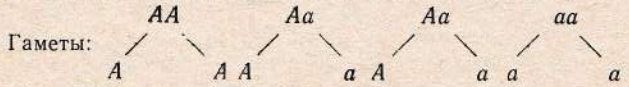
65. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

Разработанная Дарвином эволюционная теория основывается на трех основных факторах: изменчивости, наследственности и естественном отборе. Главное значение как материал для отбора имеет, по Дарвину, ненаправленная наследственная изменчивость.

В свете современных научных данных можно утверждать, что основу дарвинской наследственной изменчивости составляют мутации. Их и следует рассматривать как основной первичный материал для эволюционного процесса. Особи, несущие мутационные изменения, скрещиваются с другими особями, которые их не имеют или несут другие наследственные изменения. Получаются новые сочетания генов, новые генотипы. Эта изменчивость и дает первичный материал для естественного отбора, ведущего к образованию новых разновидностей и видов.

Генетика популяций. Основной формой существования вида являются популяции (стр. 21). Они складываются в природе в результате взаимодействия организмов с условиями существования, на основе наследственности, изменчивости и естественного отбора. Процессы видообразования берут начало в популяциях вида. Поэтому, для того чтобы представить конкретно начальные этапы эволюции, важно изучить те генетические процессы, которые протекают в популяциях. Действие генетических законов в популяциях представляет предмет исследования особого раздела генетики, называемого генетикой популяций или популяционной генетикой, имеющего большое значение для эволюционной теории. Познакомимся с некоторыми основными положениями этой области генетики.

Допустим, что в популяции происходит свободное скрещивание доминантной и рецессивной форм, отличающихся по одной паре аллелей: *AA* и *aa* (стр. 212). В первом поколении все гибриды будут гетерозиготны, а далее в F_2 и последующих поколениях пойдет расщепление. В F_2 будет следующее соотношение генотипов: 1 *AA*+2 *Aa*+1 *aa*. Каковы же будут в последующих поколениях соотношения гомо- и гетерозигот при свободном скрещивании? Это легко рассчитать, если определить, сколько и каких гамет получим от различных генотипов:



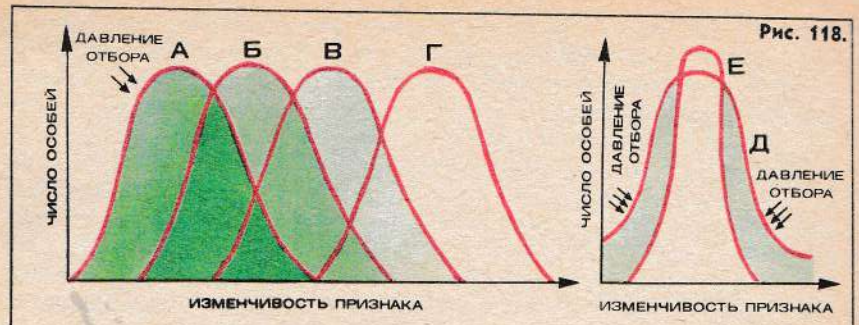
Простой подсчет показывает, что гамет, несущих ген *A* и ген *a* (аллельные гены), будет поровну. Следовательно, при образовании зигот образуются следующие комбинации:

♀ \ ♂	0,5*A*	0,5*a*
0,5*A*	0,25*AA*	0,25*Aa*
0,5*a*	0,25*Aa*	0,25*aa*

То же соотношение повторится и в последующих поколениях.

Из поколения в поколение при свободном скрещивании относительные частоты генов (и соответственно гомо- и гетерозигот) не меняются. Эта закономерность, по имени установивших ее в 1908 г. ученых, носит название закона Харди—Вайнберга. Закон справедлив, однако, лишь при соблюдении следующих условий: 1) популяция должна быть достаточно велика, чтобы обеспечить возможность случайного сочетания генов; 2) должен отсутствовать отбор, благоприятствующий или неблагоприятствующий определенным генам; 3) не должно возникать новых мутаций; 4) не должна происходить миграция особей из соседних популяций данного вида с иными генотипами. В существующих в природе популяциях эти условия не соблюдаются, так как действует естественный отбор и происходят мутации. Это приводит к нарушению равновесия генов в популяциях.

Постоянно протекающий мутационный процесс и свободное скрещивание приводят к тому, что в пределах популяции накапливается большое количество внешне непроявляющихся наследственных изменений (подавляющее большинство возникающих мутаций рецессивны). Эти важные для понимания хода начальных стадий эволюции факты были установлены советским уче-



Движущая форма естественного отбора:

А, Б, В, Г — последовательные изменения нормы реакции в популяции под влиянием движущей формы естественного отбора. Стрелками показано направление «давления отбора».

Стабилизирующая форма естественного отбора:

Д — исходная изменчивость признаков; *Е* — изменчивость признаков в результате действия стабилизирующего отбора.

ным С. С. Четвериковым. Генетические исследования природных популяций растений и животных показали, что при относительной фенотипической однородности они насыщены разнообразными рецессивными мутациями. Хромосомы, в которых возникли мутации в результате удвоения при делении клетки, постепенно распространяются среди популяций. Мутации не проявляются фенотипически до тех пор, пока остаются гетерозиготными. По достижении достаточно высокой концентрации мутаций становится вероятным скрещивание особей, несущих аллельные рецессивные гены. В этих случаях мутации проявятся фенотипически и подпадут под прямой контроль естественного отбора. Таким образом, каждый вид и каждая его популяция представляют сложную гетерозиготную систему, таящую в себе, по выражению акад. И. И. Шмальгаузена, «резерв наследственной изменчивости», который может быть «мобилизован» через естественный отбор при изменении условий существования популяции. Каждая популяция как бы таит в своих недрах возможности для быстрого изменения в соответствии с направлением естественного отбора.

Формы естественного отбора. Знакомство с генетикой позволяет нам углубить и конкретизировать вопрос о разных формах естественного отбора (стр. 16, 34), протекающего в природе. В разных условиях среды действие естественного отбора носит различный характер. Предположим, что создались условия, при которых некоторые возникающие наследственные уклонения полезны. В этом случае действие отбора (или, как часто говорят, «давление отбора») будет направлено в одну определенную сторону. Это приведет к постепенному изменению фенотипа, к смене нормы реакции в одном определенном направлении (рис. 118). Такая форма отбора носит название *«движущего отбора»*. Приведем пример. Близ индустриальных центров в воздухе много копоти, дыма. Стволы берез приобретают грязно-

коричневый оттенок. У живущей на березе бабочки — березовой пяденицы — иногда появляются темноокрашенные мутанты. В обычных условиях сельской местности они отметаются отбором, так как делают бабочек заметными на фоне белой коры березы. Их поедают птицы. Иное дело — на загрязненной дымом березе. В этих условиях темные пяденицы становятся менее заметными и естественный отбор их сохраняет. Фактором, осуществляющим этот отбор, преимущественно служат птицы, поедающие бабочек. При большой напряженности отбора через относительно короткий промежуток времени возникает разновидность, характеризующаяся темной окраской. При большом «давлении отбора» движущая форма его быстро изменяет характер популяции. Например, в окрестностях города Манчестера темная форма березовой пяденицы вытеснила светлую форму примерно за 20 лет. Движущая форма естественного отбора играет основную роль в эволюции, в развитии приспособлений. Так, например, протекала эволюция лошади — от пятипалой конечности к однопалой, а также шло образование бескрылых островных форм насекомых и т. п.

Наряду с движущим естественным отбором в природе широко осуществляется и другая его форма — *стабилизирующий отбор*. У видов, живущих в относительно постоянных условиях, широкий размах изменчивости, выводящий особи вида за границы оптимальной для данных условий нормы, может быть неблагоприятен. В таких условиях сохраняются мутации, ведущие к меньшей изменчивости данного признака, и отсекаются мутации, определяющие более широкую изменчивость (более широкую норму реакции; рис. 118). Вот пример действия стабилизирующего отбора. У опыляемых насекомыми растений малой изменчивостью характеризуются части цветка. Вегетативные органы их гораздо более изменчивы. Это зависит от того, что пропорции цветка приспособлены к размерам опыляющих их насекомых, и широкая изменчивость здесь отразилась бы неблагоприятно на ходе опыления. Под действием стабилизирующего отбора закрепились пропорции и размеры частей цветка.

Действия движущей и стабилизирующей форм отбора в природе тесно связаны друг с другом. Движущий отбор преобразует виды в меняющихся условиях окружающей среды. Стабилизирующий отбор закрепляет полезные формы в относительно постоянных условиях среды.

Генетический анализ популяций позволяет значительно углубить и уточнить наши знания о характере изменчивости организмов в природе и конкретно уяснить механизм действия естественного отбора как основного фактора видообразования и эволюции.

? 1. Какая форма изменчивости дает исходный материал для естественного отбора в природе? Как вы понимаете выражение «резерв наследственной изменчивости»? **2.** Что такое стабилизирующий отбор? При каких условиях он преимущественно осуществляется в природе? **3.** Как вы представляете себе соотношение между движущей и стабилизирующей формами естественного отбора?

ГЛАВА XIII.

СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ, ЖИВОТНЫХ И МИКРООРГАНИЗМОВ

Задача селекции состоит в создании новых и улучшении уже существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

В своей хозяйственной деятельности человек с самых древних времен изменял окружающую его природу, приручал диких животных, возделывал растения, создавал полезные для себя породы и сорта. Однако научные основы этой стороны хозяйственной деятельности человека были раскрыты лишь Дарвином в его учении об изменчивости, наследственности и отборе.

66. ЗАДАЧИ СОВРЕМЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

Селекция в прямом смысле этого слова означает отбор. Но в научном понимании селекция — это широкая комплексная наука, направленная в основном на повышение производительности сельскохозяйственного производства и базирующаяся не только на учении об отборе, но и на ряде других закономерностей биологии.

Выдающийся советский генетик и селекционер, акад. Н. И. Вавилов, определяя содержание и задачи современной селекции, указывал, что для успешной работы по созданию сортов и пород следует изучать и учитывать: 1) исходное сортовое и видовое разнообразие растений и животных, являющихся объектом селекционной работы; 2) наследственную изменчивость (мутации): 3) роль среды в развитии и проявлении изучаемых признаков: 4) закономерности наследования при гибридизации; 5) формы искусственного отбора, направленные на выделение и закрепление желательных признаков.

Что такое сорт или порода? Породой животных или сортом растений называют такую совокупность особей (популяцию), искусственно созданную человеком, которая характеризуется определенными наследственными особенностями, наследственно закрепленной продуктивностью, структурными (морфологическими) признаками.

Для каждой породы или сорта характерна определенная реакция на окружающую среду. Фенотип данной породы или сорта наиболее полно проявляется лишь при известных условиях содержания, кормления, агротехники. Для каждого сорта и породы необходим известный комплекс климатических условий, при которых выявляются их положительные качества. Поэтому породы и сорта, выведенные в одной стране, далеко не всегда пригодны для другой страны.

Во всех странах, в том числе и в Советском Союзе, существует обширная система научных и научно-практических учреждений: институтов, селекционных станций, племенных хозяйств, — которые планомерно занимаются в общегосударственном масштабе этой сложной работой. Для проверки вновь создаваемых сортов растений в нашей стране существует большая сеть сортоиспытательных участков (Госсортосеть), на которых всесторонне изучаются свойства вновь создаваемых сортов. В животноводстве аналогичную работу проводят племенные хозяйства.

За годы существования Советской власти выведены сотни сортов хлебных злаков, бобовых, масличных, прядильных, овощных и других культурных растений. Только по одной пшенице Государственной комиссией по сортоиспытанию апробировано и указаны районы культивирования свыше 300 сортов.

В СССР имеется ряд высокопродуктивных пород рогатого скота: холмогорская, ярославская, серая украинская и др.

? **1. Что такое селекция? Какое значение для развития селекции сыграли теория Дарвина и современная генетика? 2. Что такое сорт и порода? Разъясните на примерах.**

67. ЦЕНТРЫ МНОГООБРАЗИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Чем разнообразнее исходный материал, используемый для селекции, тем большие возможности дает он для успешного создания сортов и тем эффективнее будут результаты селекции. Но где в природе искать это многообразие? Н. И. Вавилов с сотрудниками в результате многочисленных экспедиций изучил многообразие и географическое распространение культурных растений. Экспедициями были охвачены вся территория Советского Союза и много зарубежных стран: Иран, Афганистан, страны Средиземноморья, Абиссиния (Эфиопия), Центральная Азия, Япония, Северная, Центральная и Южная Америка и др. Во время этих экспедиций было изучено около 1600 видов культурных растений. Из экспедиций были привезены тысячи образцов семян, которые высевали в питомниках Всесоюзного института растениеводства, расположенных в разных географических зонах СССР. Эти ценнейшие, все время пополняемые уникальные коллекции служат материалом для селекционной работы.

В результате изучения всего этого колоссального материала Н. И. Вавилов установил важные закономерности, показав, что не во всех географических зонах культурные растения обладают одинаковым разнообразием. Для разных культур существуют свои центры многообразия, где сосредоточено наибольшее число сортов, разновидностей, разнообразных наследственных уклонений. Эти центры многообразия являются и районами происхождения сортов данной культуры. Большинство центров совпадает с древними очагами земледелия. Это в основном не равнинные, а горные районы. Таких центров многообразия Н. И. Вавилов насчитал сначала 8. В более поздних работах он различает 7 основных центров (рис. 119).

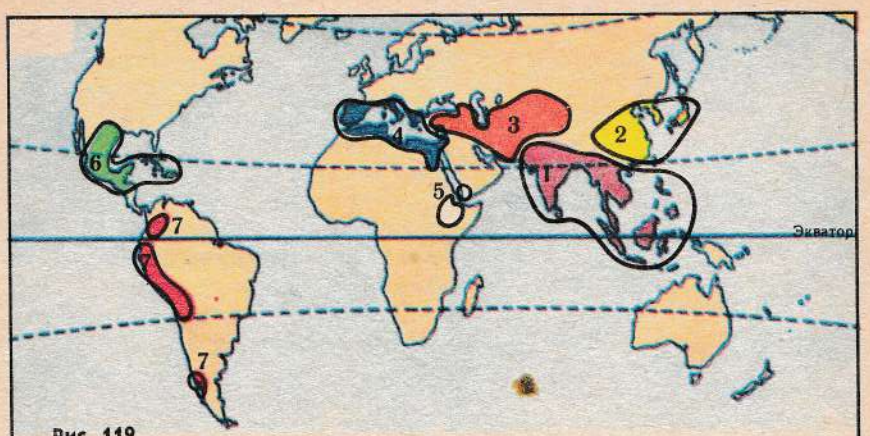


Рис. 119.
Центры многообразия и происхождения культурных растений (по Н.И. Вавилову)

1. **Южноазиатский тропический центр.** Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, острова Юго-Восточной Азии. Исключительно богат культурными растениями (около $^1/_2$ известных видов культурных растений). Родина риса, сахарного тростника, множества плодовых и овощных культур.

2. **Восточноазиатский центр.** Центральный и Восточный Китай, Япония, остров Тайвань, Корея. Родина сои, нескольких видов проса, множества плодовых и овощных культур. Этот центр тоже богат видами культурных растений — около 20% мирового многообразия.

3. **Юго-Западноазиатский центр.** Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Северо-Западная Индия. Родина нескольких форм пшеницы, ржи, многих зерновых, бобовых, винограда, плодовых. В нем возникло 14% мировой культурной флоры.

4. **Средиземноморский центр.** Страны, расположенные по берегам Средиземного моря. Этот центр, где располагались величайшие древние цивилизации, дал около 11% видов культурных растений. В их числе маслины, многие кормовые растения (клевер, одноцветковая чечевица), многие овощные (капуста) и кормовые культуры.

5. **Абиссинский центр.** Небольшой район Африканского материка с очень своеобразной флорой культурных растений. Очевидно, очень древний очаг самобытной земледельческой культуры. Родина зернового сорго, одного вида бананов, масличного растения нута, ряда особых форм пшеницы и ячменя.

6. **Центральноамериканский центр.** Южная Мексика. Родина кукурузы, длинноволокнистого хлопчатника, какао, ряда тыквенных, фасоли — всего около 90 видов культурных растений.

7. **Андийский (Южноамериканский) центр.** Включает часть районов Андийского горного хребта вдоль западного побережья Южной Америки. Родина многих клубненосных растений, в том числе картофеля, некоторых лекарственных растений (кокаиновый куст, хинное дерево и др.).

Подавляющее большинство культурных растений связано в своем происхождении с одним или несколькими из перечисленных выше географических центров.

? ▶ **1. Назовите несколько очагов культуры человечества и укажите, с какими центрами многообразия культурных растений они совпадают. 2. Какое значение для практической селекции имеет учение Н. И. Вавилова о центрах многообразия и происхождения культурных растений?**

68. СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Методы селекции растений. Основными методами селекции растений служат гибридизация и отбор. Обычно эти методы сочетаются.

Методы отбора зависят от формы размножения данного вида растений. Различают две основные формы отбора — массовый и индивидуальный.

Массовый отбор сводится к выделению из исходного материала целой группы особей, которые обладают желательными для селекционера признаками. Этот метод отбора может быть однократным или повторяющимся в ряде последующих поколений.

Массовый отбор часто осуществляется в отношении перекрестноопыляемых растений. Многие распространенные сорта ржи (например, сорт Вятка) выведены этим методом. Массовый отбор не приводит к выделению генотипически однородного материала, и полученные сорта обычно нуждаются в повторном отборе.

Индивидуальный отбор тоже может быть однократным или повторным. Он сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Этот метод наиболее применим к самоопыляющимся растениям (пшеница, ячмень, овес). *Потомство одной самоопыляющейся особи называют чистой линией.* Индивидуальный отбор приводит к выделению отдельных чистых линий.

Самоопыление ведет к появлению гомозиготных форм (вспомните моногибридное скрещивание, в результате которого все время уменьшается число гетерозигот и возрастает число гомозигот (стр. 212).

Индивидуальный отбор приводит к получению сорта, представляющего собой одну или несколько гомозиготных чистых линий, которые сохраняют постоянство генотипа. Разумеется, и в пределах чистых линий происходят мутации, так что это постоянство не является абсолютным.

У растений, размножающихся вегетативным путем, можно в качестве сорта сохранить и размножить любую гетерозиготную форму, обладающую хозяйственно полезными признаками. При половом размножении свойства таких гетерозиготных сортов не сохраняются и происходит их расщепление.

Самоопыление перекрестноопыляемых растений. Явление гетерозиса. Самоопыление ведет к повышению гомозиготности, к закреплению этим путем наследственных свойств. Можно ли при селекции перекрестноопыляемых растений прибегать к самоопылению для получения у них чистых линий? Еще Дарвину было хорошо известно, что самооплодотворение и у растений, и у животных приводит к снижению жизнеспособности, уменьшению продуктивности, к вырождению.

Чем объясняется его неблагоприятное влияние? Одной из основных причин служит переход большинства генов в гомози-

готное состояние. У организмов непрерывно осуществляется мутационный процесс. Большинство мутаций рецессивны и в значительной своей части вызывают неблагоприятные наследственные изменения (стр. 240). У перекрестноопылителей эти рецессивные мутации внешне не проявляются, так как находятся в гетерозиготном состоянии. При самоопылении они переходят в гомозиготное состояние и оказывают свое действие. У самоопыляющихся растений не происходит накопления рецессивных неблагоприятных мутаций, так как по мере появления они становятся гомозиготными и отсеиваются в процессе естественного отбора.

Несмотря на неблагоприятное влияние самоопыления, у перекрестноопыляемых растений его часто и успешно применяют в селекции. Обычно сначала выводят гомозиготные линии, у которых закрепляются желательные признаки. Вместе с тем происходит резкое снижение урожайности. Затем проводят перекрестное опыление между разными самоопыляющимися линиями. Это в ряде случаев сразу же ведет к созданию высокоурожайных растений. Такой прием получил название *межлинейной гибридизации*. Часто при этом проявляется эффект гетерозиса, или гибридной силы.

Сущность гетерозиса заключается в том, что первое гибридное поколение обладает повышенной урожайностью и жизнеспособностью. При дальнейшем размножении межлинейных гибридов, проявивших гетерозис, эффект его обычно несколько снижается.

Генетические причины гетерозиса еще не окончательно выяснены, однако, несомненно, тут играет положительную роль высокая гетерозиготность гибридов, связанная с проявлением повышенной физиологической активности.

Практически поступают следующим образом. Сначала создают большое число самоопыляющихся линий, затем приступают к скрещиванию между ними. Выявляют опытным путем те комбинации, которые дают наибольший эффект гетерозиса. Далее сохраняют эти линии и для хозяйственного использования высевают гибридные семена, которые получаются в результате их скрещивания (межлинейные гибриды). Хотя этот путь несколько сложен, тем не менее он дает высокие показатели.

Эффективность селекции. Отбор тем эффективнее, чем разнообразнее в наследственном отношении исходный материал. Для получения наследственного многообразия служит разнообразный в отношении географического происхождения материал. Другой путь увеличения разнообразия материала для селекции — это гибридизация.

Скрещивание в сочетании с отбором — один из самых эффективных путей селекционной работы. Наконец, увеличение наследственной изменчивости может достигаться путем повышения мутационной изменчивости действием различных внешних факторов (стр. 241).

В тех случаях, когда наследственное разнообразие исходного материала невелико, отбор малоэффективен. Отбор в чистых линиях, являющихся гомозиготными по большинству генов, практически не дает результата. Источником наследственных изменений в данном случае могут быть лишь мутации, но они бывают редко.

У самоопылителей отбор обычно бывает эффективен лишь до тех пор, пока из исходной неоднородной по наследственному составу популяции не будут выделены чистые линии. В дальнейшем он перестает действовать. Для изменения свойств линии следует прибегнуть к гибридизации, которая приведет к неоднородности наследственного состава, за счет чего вновь может эффективно применяться отбор.

Искусственный и естественный отбор в селекции растений. Искусственный отбор на основе наследственной изменчивости служит основным средством изменения организмов. Однако не следует забывать, что искусственный отбор нельзя изолировать от естественного отбора.

При выращивании культурных растений на полях, в питомниках и т. п. они подвергаются воздействию всего комплекса внешних факторов: температуры, влажности, освещения и т. п. Это приводит к тому, что естественный отбор действует одновременно с искусственным и повышает приспособленность растений к условиям среды. Вновь создаваемый сорт является всегда результатом двух одновременно действующих групп факторов: деятельности человека и естественного отбора.

? **1. Какие формы отбора применяют при селекции растений? 2. В чем положительные и отрицательные стороны самоопыления при селекции растений? 3. Что такое межлинейная гибридизация?**

69. ПОЛИПЛОИДИЯ И ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ

Многие из культурных растений (по сравнению с родственными дикими видами) полиплоидны (стр. 239). К числу их относятся пшеница, картофель, некоторые сорта сахарной свеклы, садовая земляника и др.

В генетике и селекции разработан ряд методов экспериментального получения полиплоидов. Многие полиплоиды по сравнению с исходными (диплоидными) формами обладают более высокой урожайностью. За последние годы широкое распространение в Советском Союзе приобрели экспериментально полученные полиплоидные сахарная свекла и гречиха.

Для получения новых продуктивных форм культурных растений перспективна отдаленная гибридизация. Обычно скрещивание происходит в пределах вида. Но иногда возможно получение гибридов от скрещивания разных видов растений из одного рода и даже видами, относящимися к разным родам. Так, например, существуют гибриды ржи и пшеницы, пшеницы и дикого злака эгилопс. Однако отдаленные гибриды обычно бесплодны.

Укажем основные причины бесплодия. У отдаленных гибридов обычно невозможен нормальный ход созревания половых клеток. Хромосомы обоих родительских видов настолько несхожи между собой, что нарушается процесс мейоза. Хромосомы оказываются неспособными конъюгировать, в результате чего не происходит нормальной редукции их числа. Эти нарушения оказываются еще более значительными, когда скрещивающиеся виды отличаются по числу хромосом (например, диплоидное число хромосом ржи 14, мягкой пшеницы — 42).

Одним из выдающихся достижений современной генетики и селекции явилась разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов, приводящая в некоторых случаях к восстановлению их нормального размножения. Впервые это удалось осуществить в 1924 г. советскому генетику Г. Д. Карпеченко при скрещивании редьки и капусты. Оба этих вида имеют (в диплоидном наборе) по 18 хромосом (рис. 120). Соответственно их гаметы несут по 9 хромосом (гаплоидный набор). Гибрид имеет 18 хромосом, но он совершенно бесплоден, так как «редечные» и «капустные» хромосомы в мейозе не конъюгируют друг с другом. Г. Д. Карпеченко удвоил число хромосом гибрида. В результате в гибридном организме оказалось 36 хромосом, слагающихся из двух полных диплоидных наборов редьки и капусты. Это создало нормальные возможности для мейоза, так как каждая хромосома имела себе парную. «Капустные» хромосомы конъюгировали с «капустными», а «редечные» — с «редечными». Каждая гамета несла по одному гаплоидному набору редьки и капусты (9+9=18). В зиготе вновь оказывалось 36 хромосом. Таким образом, полученный межвидовой гибрид стал плодовитым. Гибрид не расщеплялся на родительские формы, так как хромосомы редьки и капусты всегда оказывались вместе. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки. Отдаленная гибридизация в сочетании с удвоением числа хромосом (создание полиплоида) привела к восстановлению плодовитости.

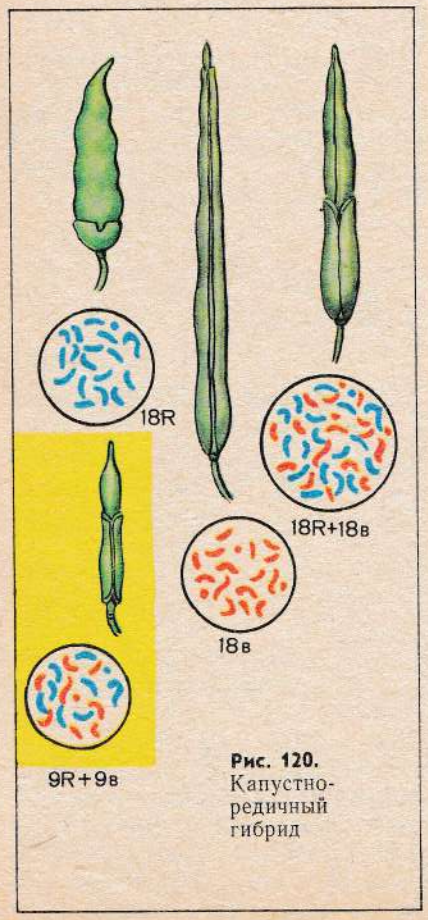


Рис. 120. Капустно-редичный гибрид

Существует немало культурных растений, созданных в результате отдаленной гибридизации. Например, в результате многолетних работ акад. Н. В. Цицина и его сотрудников получены ценные сорта зерновых на основе гибридизации пшеницы с многолетним сорным растением — пыреем.

Широкое приложение нашел метод отдаленной гибридизации в плодоводстве.

? **1. Что мы называем полиплоидией? Какую роль играла полиплоидия в создании культурных растений? 2. Какие вы знаете методы восстановления плодовитости гибридов при отдаленной гибридизации?**

70. ДОСТИЖЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ. И. В. МИЧУРИН И ЕГО РАБОТЫ

И. В. Мичурин и его работы. Иван Владимирович Мичурин, выдающийся русский ученый и селекционер, посвятил выведению новых сортов плодовых деревьев и других культурных растений 60 лет напряженного труда. Первые работы он начал еще в 70-х годах прошлого столетия в небольшом питомнике в городе Козлове (ныне Мичуринск) бывшей Тамбовской губернии.

Широко развернуть исследования И. В. Мичурин смог лишь после Октябрьской революции, когда его питомник был превращен в большое государственное учреждение.

И. В. Мичурин не сразу пришел к тем методам и взглядам, которые привели к большим успехам. В первый период своей деятельности он потратил много сил на опыты по акклиматизации (приучению) южных сортов к суровому климату Тамбовской губернии с холодными зимами. Эти попытки оказались безуспешными. Южные сорта зимой вымерзали. Убедившись в бесплодности метода простой акклиматизации, И. В. Мичурин приступил к разработке новых методов селекции.

В основе работ И. В. Мичурина лежит сочетание трех основных методов: *гибридизации, отбора и воздействия условиями среды на развивающиеся гибриды* (их «воспитание» в желательном направлении).

Большое внимание И. В. Мичурин уделял подбору исходных родительских форм для гибридизации. Он скрещивал местные морозостойкие сорта с лучшими южными; полученные сеянцы подвергал строгому отбору и содержал в относительно суровых условиях, не давая им тучной почвы. И. В. Мичурин указывал на возможность управлять доминированием признаков при развитии гибрида (стр. 234). Воздействие внешних факторов на доминирование эффективно лишь на ранних стадиях развития гибрида. К числу сортов, полученных этим методом, относится,

например, яблоня Славянка, выведенная в результате гибридизации Антоновки с южным сортом Ранетом ананасным.

Особое значение в подборе родительских форм для гибридизации И. В. Мичурин придавал скрещиванию географически удаленных форм, не произрастающих в той местности, где осуществляется гибридизация. Этим путем И. В. Мичурин создал ряд сортов плодовых деревьев. К числу их относится сорт яблони Бельфлер-китайка, полученный в результате гибридизации китайской яблони из Сибири и американского сорта Бельфлера желтого. Китайка характеризуется выносливостью к морозам и стойкостью к болезням, Бельфлер — замечательными вкусовыми качествами плодов. Известный сорт груши Бере зимняя Мичурина был получен в результате гибридизации дикой уссурийской груши и южного французского сорта Бере-рояль.

Среди методов «воспитания», которые разработал И. В. Мичурин, следует указать на *метод ментора*. Сущность его в том, что признаки развивающегося гибрида изменяются под влиянием привоя или подвоя. Метод этот применял Мичурин в двух вариантах.

Первый из них сводится к тому, что гибридный сеянец служил привоем и прививался на взрослое плодоносящее растение (подвой), в направлении свойств которого желательно было изменить свойства гибрида.

Второй вариант метода ментора заключается в том, что в крону молодого гибридного сеянца, который в данном случае служил подвоем, прививался черенок от того сорта, в направлении которого желательно было изменить свойства гибрида.

Метод ментора был применен И. В. Мичуриным, например, при создании сорта яблони Бельфлер-китайка. В первый год плодоношения гибридов, давших начало сорту, оказалось, что по качеству плодов они уклоняются в сторону Китайки, обладающей мелкими кислыми плодами. Чтобы изменить дальнейшее развитие гибрида в желательную сторону, в крону молодых гибридов были привиты черенки Бельфлера. Под влиянием черенков формирование признака гибрида в последующие годы пошло в сторону приобретения вкусовых качеств Бельфлера. Влияние ментора следует рассматривать как изменение свойств доминантности в процессе развития гибрида. В данном случае ментор способствовал фенотипическому проявлению (доминированию) генов, полученных от сорта Бельфлер.

В своей работе И. В. Мичурин применял и отдаленную гибридизацию — скрещивание между разными видами и даже родами и получал таким образом гибриды ежевики и малины, сливы и терна, рябины и сибирского боярышника и др.

Большинство полученных И. В. Мичуриным сортов представляло собой сложные гетерозиготы. Для сохранения качеств размножали их вегетативным путем: отводками, прививками и т. п.

Достижения советской селекции последних лет. Селекционная работа имеет огромное народнохозяйственное значение. Замена малоурожайных сортов высокопродуктивными селекционными сортами представляет собой один из основных путей поднятия урожайности. В настоящее время как в нашей стране, так и за рубежом селекционно-генетическая работа протекает интенсивно и приводит к замечательным результатам. Происходит, как говорят, «зеленая революция».

Познакомимся с несколькими конкретными примерами достижений селекции по основным сельскохозяйственным культурам за последние годы.

Для Советского Союза основной зерновой культурой является пшеница. Акад. П. П. Лукьяненко создал ряд высокоурожайных сортов озимой пшеницы, занимающих миллионы гектаров как в СССР, так и в других странах. Особенной известностью пользуется Безостая 1, дающая урожай с 1 *га* до 50 *ц*. Работы по селекции пшеницы продолжаются, и уже созданы новые сорта (Аврора, Кавказ), урожайность которых приближается к 100 *ц* с 1 *га*. Не менее высокоурожайные сорта выведены и акад. В. Н. Ремесло: Мироновская 264, Мироновская 808 и др. За последние 30 лет урожайность сортов озимой пшеницы возросла с 25,0 *ц* с 1 *га* до 65 *ц*, т. е. в 2,5 раза.

Велики успехи и по выведению сортов яровой пшеницы. Особенно ценна высокоурожайная Саратовская 29, созданная А. П. Шехурдиным и В. Н. Мамонтовой, выделяющаяся высокими хлебопекарными качествами. Замечательны достижения акад. В. С. Пустовойта по селекции подсолнечника. Лучшие сорта подсолнечника лет 20—25 назад по масличности не превышали 32—33%. В настоящее время средняя масличность семян достигает 49—50%. В масштабах СССР это дает дополнительно тысячи тонн растительного масла.

Велики успехи советских селекционеров и по другим сельскохозяйственным культурам. За последние годы резко повысились сахаристость и урожайность сахарной свеклы. Большую роль в селекции этой культуры сыграла полиплоидия (работы А. Н. Луткова, В. П. Зосимовича). Большие успехи достигнуты и в селекции кукурузы, при которой применяют самоопыляющиеся гомозиготные линии (стр. 252) с их последующей гибридизацией (М. И. Хаджинов). Ведется большая селекционная работа и по плодово-ягодным культурам.

Генетика и селекция далеко еще не исчерпали всех возможностей повышения урожайности культурных растений, и в этом направлении в ближайшие годы можно ждать больших успехов.

? 1. Перечислите основные методы работы И. В. Мичурина по созданию новых урожайных форм плодовых и плодово-ягодных культур. 2. Какими основными принципами руководствовался И. В. Мичурин при воспитании гибридов? Какими путями можно, изменяя внешние условия, изменять характер доминирования признака? 3. Почему при вегетативном размножении не наблюдается расщепление признаков в потомстве гибридов?

71. СЕЛЕКЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Общие принципы селекции животных те же, что и растений. И здесь в основе получения новых и улучшения существующих пород лежат наследственная изменчивость и отбор, протекающие на фоне условий среды, наиболее благоприятствующих фенотипическому проявлению желательных признаков. Однако селекция животных обладает и некоторыми особенностями, вытекающими из самой природы животного организма: 1) у домашних животных существует только половое размножение; 2) у животных невозможно получить массовый материал для отбора, как у растений, и каждая отдельная особь представляет значительную ценность.

При селекционной работе с животными очень важное значение приобретает учет экстерьерных признаков.

Под экстерьером понимают всю совокупность наружных форм животных, их телосложение, соотношение размеров частей тела.

Организм представляет собой целостную систему, все части которой функционально и генетически связаны друг с другом. Развитие многих хозяйственно важных признаков, например молочности, у рогатого скота связано с определенным телосложением, хорошим развитием кровеносной и дыхательной систем и т. п. Поэтому при селекционной работе с животными особенно важно учитывать связи между разными признаками, так как высокая продуктивность по тому или иному признаку связана с определенными экстерьерными особенностями. На рисунке 121 отчетливо видны различия экстерьера между двумя породами крупного рогатого скота: шортгорнской (мясная) и джерсейской (молочная).

Разные породы неодинаково реагируют на изменение внешних условий, кормление. Например, яйценоские куры леггорн на улучшение рациона отвечают повышением яйценоскости, почти не меняя массы. У мясных пород улучшение питания прежде всего сказывается на увеличении массы, у молочных — на увеличении удоя.

Приручение животных — первый этап селекции. Все домашние животные происходят от диких предков (стр. 27). Начало приручения животных относится к периоду за 10—12 тыс. лет до н. э. Основная масса домашних животных была приручена в эпоху неолита: 5—6 тыс. лет назад (стр. 106).

Приручение значительно ослабило действие стабилизирующей формы естественного отбора (стр. 246), что привело к резкому повышению изменчивости, которая была использована для искусственного отбора нужных человеку признаков. Этот процесс влияния приручения на изменчивость подробно изучен акад. Д. К. Беляевым на животных, которые в наше время еще только приручаются человеком и проходят первые этапы этого процесса. К их числу относятся пушные звери — лисицы, норки, песцы, соболи. Эти животные представляют объект вновь возник-

шей и энергично развивающейся отрасли хозяйства — звероводства.

Исследования показывают, что географические области приручения животных в значительной мере совпадают с центрами многообразия и происхождения культурных растений (стр. 249).

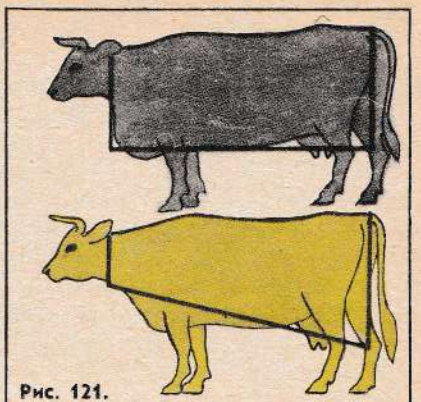


Рис. 121. Мясное и молочное направление в селекции рогатого скота.

Типы скрещивания и методы разведения в животноводстве. В племенной селекционной работе важно представить себе конечную цель, к которой стремится селекционер. Желательно ли увеличить молочную продукцию, повысить жирномолочность или изменить мясные качества скота — все это требует разных направлений отбора и подбора производителей, применения различных систем скрещивания.

Типы скрещивания при селекционной работе с животными разнообразны. Мы рассмотрим некоторые из них. В селекции применяют два основных типа скрещивания: *неродственное* и *родственное*.

В подборе производителей важно учитывать их родословные. В племенных хозяйствах всегда ведутся племенные книги, в которых подробно учитываются экстерьерные особенности и продуктивность родительских форм в течение ряда поколений. По признакам предков можно судить с известной вероятностью о генотипе производителей.

Неродственное скрещивание в пределах породы или между породами животных при строгом отборе приводит к поддержанию свойств или улучшению их в ряде следующих поколений гибридов.

Близкородственное скрещивание применяют в тех случаях, когда желают перевести большинство генов породы в гомозиготное состояние. Проводится скрещивание между братьями и сестрами или между родителями и потомством. Такое скрещивание до известной степени аналогично самоопылению у растений, так как приводит к повышению гомозиготности (стр. 251). Родственное скрещивание должно сопровождаться строгим отбором особей, обладающих нужными хозяйственными признаками.

При близкородственном скрещивании часто наблюдается ослабление животных, потеря устойчивости к действию внешних факторов и заболеваниям.

Все эти отрицательные проявления близкородственного скрещивания называют *депрессией*.

При селекционной работе родственное скрещивание обычно является лишь одним из этапов улучшения породы. За ним сле-

дует скрещивание разных линий, которое устраняет вредное влияние близкородственного разведения, переводя неблагоприятно действующие гены в гетерозиготное состояние.

Положительной стороной близкородственного скрещивания является закрепление благоприятных, хозяйственно ценных признаков, которые при дальнейшем разведении сохраняются.

Гетерозис у домашних животных. Так же как и у растений, у домашних животных наблюдается явление *гибридной силы,* или *гетерозиса* (стр. 251). Оно заключается в том, что при скрещивании разных пород (а также при межвидовых скрещиваниях) иногда в первом поколении гибридов наблюдается особенно мощное развитие и поднятие общей жизнеспособности. Это свойство, однако, не сохраняется в последующих поколениях и затухает.

Гетерозис широко применяют в животноводстве и птицеводстве, так как первое поколение гибридов, обнаруживающее явление гибридной силы, непосредственно используют в хозяйственных целях. Например, для получения скороспелых свиней (на мясо и сало) применяют скрещивание дюрокджерсейской и беркширской пород.

Исключительную продуктивность в отношении количества и высокого качества мяса обнаруживают гибриды горефордской и шортгорнской пород скота.

Испытание производителей по потомству. При селекции домашних животных очень важно определить наследственные качества самцов по признакам, которые непосредственно у самцов не проявляются, как, например, по молочности, жирномолочности у быков или по яйценоскости у домашней птицы. От самца можно получить большое потомство, в особенности если применить искусственное осеменение. Для улучшения породы важно знать, какие гены по хозяйственно важным признакам несет самец. Для определения этого используют метод определения качества производителей по потомству. Сначала от производителей получают относительно небольшое потомство и сравнивают продуктивность этого потомства с матерями и со средней продуктивностью породы. Если продуктивность дочерей оказывается повышенной, то это указывает на большую ценность производителя, которого следует широко использовать для дальнейшего улучшения породы.

Метод испытания по потомству широко применяют в племенной селекционной работе с животными.

? **1. Каковы основные особенности селекции животных по сравнению с селекцией растений? 2. Как влияет приручение на изменчивость животных? 3. Какие положительные и отрицательные стороны родственного скрещивания имеются в селекции животных? 4. Для чего проводят испытание производителей по потомству?**

72. ПРИМЕРЫ СОЗДАНИЯ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ ПОРОД ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Породы, полученные на основе межпородного скрещивания. Советский ученый акад. М. Ф. Иванов создал высокопродуктивную породу свиней — степную белую украинскую свинью. Работы эти проводились в южной части Украины — в Аскании-Нова, в Институте акклиматизации и гибридизации животных.

Завезенные на Украину высокопродуктивные белые английские свиньи в условиях юга УССР оказались малоприспособленными к климату. Местная беспородная украинская свинья отличалась выносливостью, хорошей плодовитостью, неприхотливостью, но обладала плохими мясными качествами.

Как исходный материал М. Ф. Иванов взял маток местной породы, которых скрестил с хряками белой английской породы. Из числа полученных гибридов несколько маток вновь были скрещены с чистопородным хряком английской породы. Среди полученных животных был выделен один хряк — Асканий-1, особо отличавшийся положительными качествами. В его потомстве было применено тесное близкородственное скрещивание, которое привело к выравниванию и закреплению признаков создаваемой породы (быстрый рост, большая масса, высокие качества мяса и др.) По ходу этих близкородственных скрещиваний все время применялся самый строгий отбор. Наряду с линией, бравшей начало от Аскания-1, аналогичным методом были созданы другие линии. В дальнейшем была проведена гибридизация между линиями, также сопровождавшаяся жестким отбором. Этим путем была создана высокопродуктивная, хорошо приспособленная к местным условиям группа животных, которая положила начало новой породе.

М. Ф. Иванов создал и другие высокопродуктивные породы домашних животных, например асканийский рамбулье — порода овец с очень высоким настригом первоклассной шерсти.

Высокой молочной продуктивностью характеризуется костромская порода рогатого скота, которая создана на основе местного поголовья путем строгого отбора и подбора производителей. Молочная продуктивность этой породы достигает 15—16 тыс. *л* молока в год.

Отдаленная гибридизация домашних животных. Отдаленную гибридизацию применяют не только в растениеводстве, но и в животноводстве. Так же как и у растений, межвидовые гибриды животных часто бывают бесплодными. Восстановление плодовитости представляет здесь более сложную задачу, так как получение полиплоидов на основе удвоения числа хромосом у животных невозможно. В некоторых межвидовых скрещиваниях оба или один пол оказывается плодовитым, и в этих случаях гибриды могут быть использованы для получения новых форм домашних животных. Однако и в тех случаях, когда потомство, полученное в результате отдаленной гибридизации, оказывается бесплодным, оно может иметь очень важное значение для прак-

Рис. 122. Архаромеринос и як.

тики. С глубокой древности человек использует мула (гибрид кобылицы с ослом). Мулы обнаруживают гетерозис: они выносливы, обладают большой физической силой, по продолжительности жизни значительно превышают родительские виды. Мулы бесплодны. Гетерозис проявляется также при скрещивании двугорбого и одногорбого верблюдов.

В Советском Союзе проводится большая работа по межвидовой гибридизации животных. Успешно завершилось создание Н. С. Бутариным породы овец в Казахстане на основе гибридизации тонкорунных овец с диким горным бараном архаром. Создана новая порода тонкорунных овец — архаромеринос (рис. 122). Стада их круглогодично пасутся на высокогорных пастбищах в таких условиях, при которых не могут существовать тонкорунные овцы — мериносы.

Большая работа ведется по гибридизации яка с рогатым скотом. Як — это домашнее животное высокогорных районов Средней Азии. Он используется как рабочий скот в высокогорных условиях (рис. 122), дает небольшое количество молока очень высокой жирности. Мясо его грубое. Гибриды яка и рогатого скота уже давно используют на практике и обнаруживают гетерозис. Их мясные и молочные качества выше, чем у яка. У гибридов яка с рогатым скотом бесплодные самцы, самки же плодовиты. Это дает возможность путем скрещивания с исходными видами вести работы по созданию новой породы скота, приспособленной к горным условиям Средней Азии.

? **1. Как используют родственное скрещивание в селекции животных? 2. Приведите примеры практически важных отдаленных гибридов у животных.**

73. СЕЛЕКЦИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы играют важную роль в жизни человека. Многие из них создают вещества, используемые в разных областях промышленности и медицины. Такие отрасли пищевой промышленности, как хлебопечение, производство спирта, некоторых органических кислот, виноделие и многие другие, основаны на деятельности микроорганизмов.

Исключительно большое значение для здоровья человека имеют антибиотики. Это особые вещества — продукты жизнедеятельности некоторых микробов и грибов, убивающие болезнетворные микроорганизмы. Благодаря антибиотикам многие болезни излечиваются относительно легко, тогда как ранее они давали большой процент смертности. Витамины, столь необходимые для человека, вырабатываются растениями и некоторыми микроорганизмами.

Для получения наиболее продуктивных форм микроорганизмов широко применяют методы селекции. Путем отбора выделяют расы микроорганизмов, наиболее активно синтезирующие тот или иной используемый человеком продукт (антибиотик, витамин и др.). Микроорганизмам свойственна наследственная изменчивость (мутации). Путем отбора их получают наиболее активные расы.

Для получения высокопродуктивных форм микроорганизмов особенно широко используют метод экспериментального получения мутаций действием лучей Рентгена, ультрафиолетовых лучей и некоторых химических соединений. Таким путем удается повысить наследственную изменчивость микроорганизмов в десятки и сотни раз, что облегчает и ускоряет процесс отбора высокопродуктивных рас. Особенно велики успехи в промышленности антибиотиков. Советские ученые (С. И. Алиханян и др.) получили мутации микроорганизмов, обладающих в десятки раз более высоким выходом антибиотиков, чем исходные культуры.

Селекция находит широкое применение и в отношении микроорганизмов, используемых в пищевой промышленности. Например, дрожжевые грибки, вызывающие брожение теста, обладают разными свойствами. Путем селекции выделяют наиболее продуктивные формы, способствующие высокому качеству хлеба.

Мутации происходят и у болезнетворных микроорганизмов и вирусов, вызывающих заболевания человека. Иногда они приводят к повышению вредоносного действия микроба, что может иметь тяжелые последствия для человека.

? **1. Какую роль играет селекция микроорганизмов в промышленности антибиотиков? 2. В каких областях пищевой промышленности селекция микроорганизмов имеет важное практическое значение?**

ГЛАВА XIV.

ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

На планете Земля среди 3,5 млрд. населения не существует двух совершенно одинаковых людей (за исключением однояйцевых близнецов, см. стр. 265). Причины этого многообразия нетрудно понять с генетических позиций.

Число хромосом у человека (в диплоидном наборе) равно 46 (23 пары). Если допустим, что родители отличаются по каждой паре хромосом лишь по одному гену, то общее количество возможных генотипических комбинаций окажется равным 2^{23}. На самом деле количество возможных наследственных комбинаций будет намного больше, ибо в нашем расчете не учтен перекрест между гомологичными хромосомами и различия по гомологичной паре более чем по одному гену. Следовательно, уже с момента зачатия каждый человек генетически уникален и неповторим.

Действие законов наследственности относится также и к человеку.

В последнее десятилетие интерес к генетике человека особенно возрос в связи с ее огромным практическим значением для человечества. В настоящее время изучен в большей или меньшей мере характер наследования у человека более чем 2000 признаков нормальных и патологических. Установлено, что существуют болезни, обусловленные наследственными факторами. Правильное распознавание этих заболеваний важно для их профилактики и лечения. Эти успехи стали возможны после того, как были разработаны методы генетического исследования человека.

74. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Изучение наследственности человека представляет значительные трудности. К человеку неприложимы, разумеется, методы экспериментальной генетики. Человек размножается медленно, и каждая супружеская пара имеет относительно небольшое количество детей. Какие методы используются в генетике человека и в медицинской генетике, изучающей наследственные заболевания людей? Таких основных методов четыре: 1) генеалогический, 2) близнецовый, 3) цитогенетический, 4) биохимический.

Остановимся кратко на характеристике каждого из них.

Генеалогический метод заключается в изучении родословной людей за возможно большее число поколений. Таким путем удалось установить характер наследования многих признаков человека, в том числе многих наследственных заболеваний. Вот несколько примеров признаков человека, наследуемых по законам Менделя.

Признаки	
Доминантные	Рецессивные
Курчавые волосы (у гетерозигот волнистые)	Прямые волосы
Раннее облысение	Норма
Нерыжие волосы	Рыжие волосы
Карие глаза	Голубые или серые
Веснушки	Отсутствие веснушек
Карликовость	Нормальный рост
Полидактилия (лишние пальцы)	Нормальное число пальцев

Генеалогическим методом установлено, что развитие некоторых способностей человека (например, музыкальности, склонности к математическому мышлению и т. п.) определяется наследственными факторами. Известны исторические факты проявления музыкальной одаренности во многих поколениях. Примером может служить семья Бахов, где в течение ряда поколений было много музыкантов, и в их числе знаменитый композитор начала XVIII в. Иоганн Себастьян Бах.

Генеалогическим методом доказано наследование многих заболеваний, например некоторых болезней обмена веществ, в том числе сахарного диабета (рецессивный). Он характеризуется нарушением углеводного обмена и распознается по повышенному содержанию сахара в крови. Существует врожденная (рецессивная) глухота. Некоторые формы тяжелого психического расстройства — шизофрения — тоже наследственны (рецессивны). Известны наследственные заболевания, определяемые не рецессивными, а доминантными генами, например ведущая к слепоте наследственная дегенерация роговицы. Предрасположенность к заболеванию туберкулезом носит наследственный характер.

Близнецовый метод состоит в изучении развития признаков у близнецов. Известно, что у человека близнецы бывают двух

Рис. 123.

Пять однояйцевых близнецов в возрасте 5 лет (Канада, семья Дионн).

категорий. В одних случаях оплодотворяется не одна яйцеклетка, а две (в редких случаях три и даже четыре). При этом рождаются дети одного или разных полов, похожие друг на друга как братья и сестры, не являющиеся близнецами. Но иногда одна яйцеклетка дает начало двум (в исключительных случаях трем, четырем и даже пяти) эмбрионам. Тогда получаются однояйцевые близнецы, которые всегда относятся к одному полу и обнаруживают поразительное сходство друг с другом. Это понятно, так как они обладают одинаковым генотипом, а различия между ними обусловлены исключительно влиянием среды (рис. 123). Изучение однояйцевых близнецов в течение всей их жизни, в особенности если они живут в разных условиях, дает много ценных сведений для суждения о роли среды в развитии телесных и психических свойств человека.

Цитогенетический метод. Большое значение приобрел за последние годы цитогенетический метод, давший много ценного материала для понимания причин наследственных заболеваний человека. С генетической точки зрения, наследственные заболевания представляют собой мутации, большинство которых рецессивны. Они возникают в половых клетках и распространяются в человеческом обществе, не проявляясь фенотипически до тех пор, пока два одинаковых рецессивных аллельных гена не окажутся в результате оплодотворения в одной зиготе.

Существует группа хромосомных мутаций, которые выражаются в видимых изменениях числа или структуры хромосом (стр. 239). Такие мутации у человека выявляются цитогенетическим методом. Наличие их устанавливается при исследовании под микроскопом хромосомных комплексов, которые отчетливее всего видны на стадии метафазы митоза. До недавнего времени изучение хромосом человека представляло большие трудности, так как их у человека много (диплоидное число — 46, рис. 112) и они невелики. За последние годы разработаны новые методы, которые позволяют легко и просто изучить хромосомный комплекс любого человека, не принося ему никакого вреда. Сущность его сводится к тому, что лейкоциты крови помещают в особую питательную среду при температуре 37°С, где они делятся. Из них изготовляют микроскопические препараты, на которых видно число и строение хромосом.

Биохимический метод. Многие паталогические состояния человека обусловлены различными нарушениями нормального хода обмена веществ, что устанавливается соответствующими биохимическими методами. Таких наследственно обусловленных отклонений от нормального хода обмена известно несколько десятков. Яркий пример — сахарная болезнь, или диабет. Это заболевание обусловлено нарушением нормальной деятельности поджелудочной железы, которая не выделяет в кровь необходимого количества гормона инсулина. В результате повышается содержание сахара в крови и происходит ряд глубоких нарушений обмена веществ человеческого организма.

75. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА И МЕДИЦИНА

Все большее значение приобретает генетика для медицины. Многие отклонения от нормы и болезни человека обусловлены генотипически. Это особенно отчетливо удается установить в тех случаях, когда у человека происходят изменения в числе хромосом. Известны случаи, когда в хромосомном комплексе человека оказывается одна лишняя хромосома и в диплоидном наборе их будет 47. Это незначительное нарушение имеет тяжелые последствия. Развивается заболевание, называемое болезнью Дауна. Оно выражается в том, что больной имеет непропорционально маленькую голову, узкие глазные щели, плоское лицо и резко выраженную умственную отсталость.

Происхождение такого рода хромосомных нарушений связано со случайными отклонениями в ходе мейоза. При нормальном ходе этого процесса гомологичные хромосомы расходятся в разные клетки и диплоидный хромосомный комплекс становится гаплоидным. Если при мейозе обе гомологичные хромосомы одной из пар отойдут к одному полюсу, вместо того чтобы распределиться между двумя клетками, то получится гамета с одной лишней хромосомой. При слиянии такой гаметы с нормальной получится зигота с одной избыточной хромосомой.

Кроме болезни Дауна, изучено еще свыше 100 нарушений в структуре хромосомного комплекса человека, сопровождающихся отклонениями в нормальном развитии и тяжелыми заболеваниями. Наследственные заболевания определяются особенностями генотипа. Это не означает, что медицина не может бороться с ними. Если в раннем возрасте обнаружено уклонение в хромосомном аппарате, то возможно лечение, которое частично или полностью устраняет тяжелые симптомы заболевания.

Однако человек — существо социальное, и внешней средой для него является социальная среда, создаваемая самим человеком и различной в разные эпохи человеческой истории. Социальный фактор прежде всего определяет развитие человеческой личности. Но наряду с этим каждый человек обладает своими биологическими особенностями, определяемыми его генотипом. Эта генетическая неоднородность людей находит выражение как в физических признаках (цвет глаз, волос, рост и т. п.), так и в складе характера, одаренности, склонности к определенным формам деятельности.

Генетическая неоднородность человеческого общества отнюдь не означает биологической неравноценности рас (гл. V).

Генотипические возможности человека ярко проявляются в социалистическом обществе, где создаются оптимальные возможности для развития каждой отдельной человеческой личности.

? 1. Какие существуют методы изучения наследственности человека? 2. Какие вы знаете наследственные заболевания человека? 3. Какими методами исследуются хромосомные мутации человека? 4. Какое практическое значение для медицины имеет изучение генетики человека?

IV. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ

ГЛАВА XV.

ОРГАНИЗМ И СРЕДА

Общая картина окружающей нас природы представляет не беспорядочное сочетание различных живых существ, а достаточно устойчивую и организованную систему, исторически сложившуюся в процессе эволюции органического мира, в которой каждый вид растений и животных занимает определенное место.

Любой вид потенциально способен к размножению в геометрической прогрессии, которое на самом деле в природе не реализуется (стр. 16). Между совместно живущими организмами возникают сложные, нередко конкурентные взаимоотношения, определяющие пространственное распределение видов и численность особей.

Большую роль при распределении организмов в среде обитания играют также физические условия среды (температура, свет, состав почвы, сезонная смена погоды и др.).

Экологией называют науку о взаимоотношениях организмов между собой, а также между организмами и средой обитания (греч. «ойкос» — жилище и «логос» — наука). Особое внимание экология уделяет изучению тех сложных систем (экосистем), которые возникают в природе на основе взаимодействия организмов между собой и неорганической средой обитания.

Экология раскрывает конкретные формы взаимоотношений между популяциями разных видов в природе, это необходимо для понимания процесса видообразования.

Материал, который приводится в данном разделе книги, представляет собой дальнейшее развитие и углубление учения о взаимоотношениях организмов и среды, с которыми мы уже частично познакомились в главах, посвященных эволюционной теории.

Экологические закономерности служат основой для рационального использования человеком естественных биологических ресурсов и решения многих хозяйственных задач.

76. СРЕДА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Организм и факторы среды. В понятие внешней среды входят все условия живой и неживой природы, при которых существует организм и которые прямо или косвенно влияют на состояние, развитие и размножение как отдельных организмов, так и популяций. Среда всегда представляет собой сложный комплекс различных элементов. Отдельные элементы среды, взаимодействующие с организмами, называют *экологическими факторами.*

Среди них различают две разные по своей природе группы факторов.

1. *Абиотические факторы* — все влияющие на организм элементы неживой природы. К наиболее важным факторам относятся свет, температура, влажность и другие компоненты климата, а также состав водной, воздушной и почвенной среды.

2. *Биотические факторы* — всевозможные взаимодействия, которые возникают между организмами. В современную эпоху исключительно большое влияние на природу оказывает деятельность человека, которую можно рассматривать как особый экологический *антропогенный* фактор.

В природе внешние условия всегда в какой-то мере изменчивы. Каждый вид в процессе эволюции приспособляется к определенной интенсивности экологических факторов и амплитуде их колебаний и сам воздействует на окружающую среду. Возникшие приспособления к конкретным условиям обитания наследственно закреплены. Поэтому, будучи целесообразными для той среды обитания, в которой исторически сформировался вид, экологические адаптации (приспособления) ограничивают или даже исключают возможность существования его в иной обстановке.

Разные экологические факторы, такие, как температура, влажность, пища, действуют на организм различными путями. Соответственно различны морфологические и физиологические приспособления организма к ним. Однако результаты влияния любого фактора экологически сравнимы, ибо они ведут к процветанию (увеличению числа особей, расширению ареала) или угнетению организмов, что в конечном итоге приводит к изменению численности популяций.

На рисунке 124 показана общая схема влияния на организм интенсивности (количественного значения) экологического фактора. *Интенсивность фактора, наиболее благоприятную для жизнедеятельности, называют оптимальной или оптимумом.* Чем больше отклоняется значение фактора от оптимальной для данного вида величины (как в сторону понижения, так и в сторону повышения), тем сильнее угнетается жизнедеятельность. Границы, за которыми существование организма невозможно, называют *нижним и верхним пределами выносливости.*

Так как оптимум отражает особенности условий в местах обитания, то он обычно неодинаков у разных видов. В соответствии с тем, какой уровень фактора наиболее благоприятен, виды могут быть тепло- и холодолюбивые (слон и белый медведь), влаго-

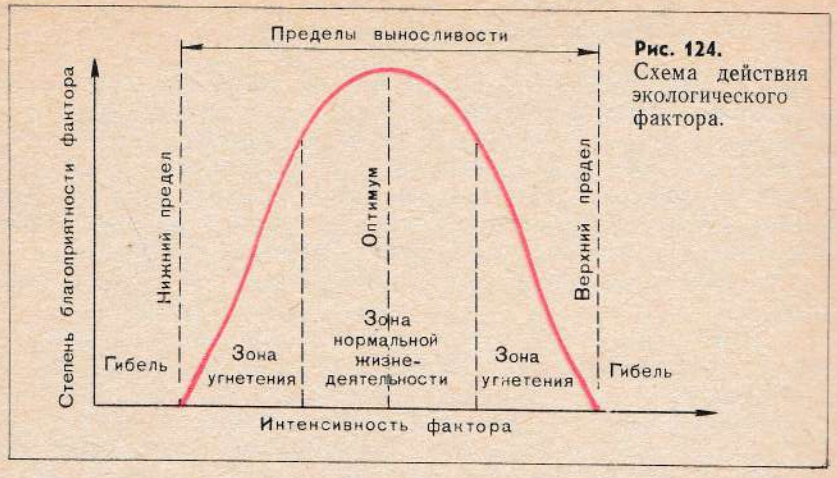


Рис. 124. Схема действия экологического фактора.

и сухолюбивые (липа и саксаул), приспособленные к высокой или низкой солености воды и т. д.

Разные виды обладают неодинаковой нормой реакции (стр. 233) в отношении факторов среды.

Приспособления к отдельным факторам среды в значительной мере независимы, поэтому один и тот же вид может обладать узкой приспособленностью к одному из факторов, например к солености, и широкой приспособленностью к другому, например к температуре или пище.

Все разнообразное животное население озера Байкал может жить лишь при относительно низкой температуре, которая (за исключением немногих мелководных бухт) даже в разгар лета не превышает 10—12°С. В то же время характер пищи для многих животных Байкала достаточно разнообразен.

Взаимодействие факторов. Ограничивающий фактор. На организм всегда одновременно действует очень сложный комплекс окружающих условий. Результат их совместного влияния не является простой суммой реакций на действие отдельных факторов. Оптимум и границы выносливости по отношению к одному из факторов среды зависят от уровня других. Например, при оптимальной температуре повышается выносливость к неблагоприятной влажности и недостатку пищи. С другой стороны, обилие пищи увеличивает устойчивость организма к изменениям климатических условий. Однако такая взаимная компенсация всегда ограничена, и ни один из необходимых для жизни факторов не может быть заменен другим. Поэтому при смене мест обитания или при изменении условий в данной местности жизнедеятельность вида и его способность к конкуренции с другими будет ограничиваться тем из факторов, который сильнее всего отклоняется от оптимальной для вида величины. Если количественное значение хотя бы одного из факторов выходит за пределы выносливости, то существование вида становится невозможным, как бы ни были благоприятны остальные условия. Такие

факторы, выходящие за границы максимума или минимума, называют *ограничивающими*. Например, распространение многих животных и растений к северу обычно ограничивает недостаток тепла, тогда как на юге ограничивающим фактором для тех же видов может оказаться недостаток влаги или необходимой пищи.

Взаимозависимость организмов и среды. Организм всецело зависит от среды и немыслим без нее. Но в процессе жизнедеятельности и непрерывного обмена веществ со средой растения и животные сами влияют на окружающие условия и изменяют физическую среду. Возникающие в ней изменения, в свою очередь, вызывают у организмов необходимость новых экологических приспособлений. Масштабы и значение таких изменений неживой природы под влиянием деятельности живых существ очень велики. Достаточно вспомнить, что фотосинтез растений привел к образованию современной атмосферы, богатой кислородом, которая стала одним из основных условий существования для большинства современных организмов. В результате жизнедеятельности организмов возникла почва, к составу и характеру которой приспособились в процессе эволюции растения и животные. Изменился и климат, возникли местные его особенности — микроклиматы.

1. Какие вы знаете основные экологические факторы? 2. Приведите примеры ограничивающего фактора для местных условий.

77. ОСНОВНЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ОРГАНИЗМ

Климат — один из главных компонентов внешней среды. Для жизни наземных растений и животных наибольшее значение имеют три элемента климата: свет, температура и влажность. Важная особенность этих факторов заключается в их закономерном изменении как в течение года и суток, так и в связи с географической зональностью. Поэтому и приспособления к ним имеют зональный и сезонный характер.

Свет. Солнечное излучение служит основным источником энергии для всех процессов, происходящих на Земле. Биологическое действие солнечного излучения разнообразно и обусловлено его спектральным составом, интенсивностью, а также суточной и сезонной периодичностью освещения.

В спектре солнечного излучения выделяются три области, различные по биологическому действию: ультрафиолетовая, видимая и инфракрасная (рис. 125).

Ультрафиолетовые лучи с длиной волны менее 0,290 *мкм* губительны для всего живого. Жизнь на Земле возможна лишь потому, что это коротковолновое излучение задерживается озоновым слоем атмосферы. До поверхности Земли доходит лишь небольшая часть более длинных ультрафиолетовых лучей (0,300—0,400 *мкм*). Они обладают высокой химической актив-

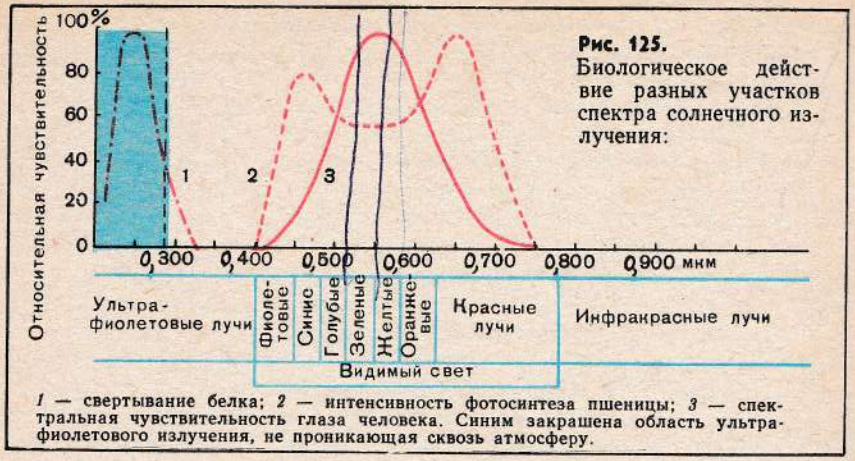


Рис. 125. Биологическое действие разных участков спектра солнечного излучения:

1 — свертывание белка; *2* — интенсивность фотосинтеза пшеницы; *3* — спектральная чувствительность глаза человека. Синим закрашена область ультрафиолетового излучения, не проникающая сквозь атмосферу.

ностью и в большой дозе могут повреждать живые клетки. В небольших дозах ультрафиолетовые лучи необходимы человеку и животным. В частности, они способствуют образованию в организме витамина Д. Некоторые животные, например насекомые, зрительно различают ультрафиолетовые лучи, т. е. видят в ультрафиолетовом свете.

Видимые лучи с длинной волны от 0,400 до 0,750 *мкм,* на долю которых приходится бóльшая часть энергии солнечного излучения, достигающего земной поверхности, имеют особенно большое значение для организмов.

Зеленые растения синтезируют органическое вещество, следовательно, и пищу для всех остальных организмов за счет энергии именно этой части спектра.

Все же для некоторых животных и бесхлорофилльных растений свет не является обязательным условием существования, и многие почвенные, пещерные и глубоководные виды приспособлены к жизни в темноте. Для большинства животных видимый свет является одним из важных факторов внешней среды.

Большинство животных хорошо различают спектральный состав света, т. е. обладают цветовым зрением. Развитие зрения было связано с возникновением у животных разнообразных окрасок, помогающих скрываться от врага или узнавать особей своего вида. У растений возникли яркие окраски цветков, привлекающие опылителей, что облегчило перекрестное опыление.

Инфракрасные лучи с длиной волны более 0,750 *мкм* не воспринимаются глазом человека, но они являются важным источником тепловой энергии. Ими особенно богат прямой солнечный свет. Эти длинноволновые излучения, поглощаясь тканями животных и растений, вызывают их нагревание. Многие холоднокровные животные (ящерицы, змеи, насекомые) используют солнечный свет для повышения температуры тела. Световые условия в природе имеют отчетливую суточную и сезонную периодичность, которая обусловлена вращением Земли.

В связи с суточным ритмом освещения у животных возникли приспособления к дневному и ночному образу жизни. У каждого вида активность приходится на определенные часы суток. В определенные часы суток открываются цветки многих растений, а у некоторых наблюдаются суточные движения листьев (например, у некоторых бобовых). Почти все физиологические процессы у растений и животных имеют *суточный ритм* с максимумом и минимумом в определенные часы.

Температура. Все химические процессы, протекающие в организме, находятся в зависимости от температуры. Естественно поэтому, что большие изменения тепловых условий, которые часто наблюдаются в природе, глубоко отражаются на росте, развитии и других проявлениях жизнедеятельности животных и растений. Особенно ясно зависимость от внешней температуры выражена у организмов, не способных поддерживать постоянную температуру тела, т. е. у всех растений и большинства животных, кроме птиц и млекопитающих. Подавляющее большинство наземных растений и животных в состоянии активной жизнедеятельности не переносит отрицательной температуры и погибает.

Верхний температурный предел жизни неодинаков для разных видов, но редко бывает выше 40—45°С. Только немногие виды приспособлены к жизни при очень высокой температуре. Так, в горячих источниках некоторые моллюски живут при температуре воды до 53°С, личинки мух-львинок — при 60°С, а некоторые сине-зеленые водоросли и бактерии живут при 70—90°С.

Оптимальная температура зависит от условий обитания вида; для большинства наземных животных и растений она колеблется в довольно узких пределах (15—30°С).

Организмы с постоянной температурой тела называют *холоднокровными.* У них повышение температуры вызывает ускорение всех физиологических процессов. Поэтому до известного предела чем выше температура, тем короче время, необходимое для развития отдельных стадий или всего жизненного цикла. На рисунке 126 показана продолжительность развития гусеницы бабочки-капустницы при различной температуре. Если при 26°С период от выхода из яйца до окукливания составляет 10—11 суток, то при температуре около 10°С он увеличивается в 10 раз, т. е. превышает 100 суток. Эта зависимость быстроты развития от температуры имеет очень правильный характер.

Установив опытным путем продолжительность развития данного вида животного или растения при различных температурах, можно с достаточной точностью определить ожидаемые сроки развития в природной обстановке.

У некоторых холоднокровных животных температура тела может меняться в зависимости от физиологического состояния. Так, у летающих насекомых вследствие усиленной работы мышц во время полета внутренняя температура может подниматься выше окружающей на 10—12°С и более.

Хотя у некоторых холоднокровных организмов, как мы видим, проявляется способность к терморегуляции, она настолько

Рис. 126. Зависимость продолжительности развития гусеницы бабочки-капустницы от температуры.

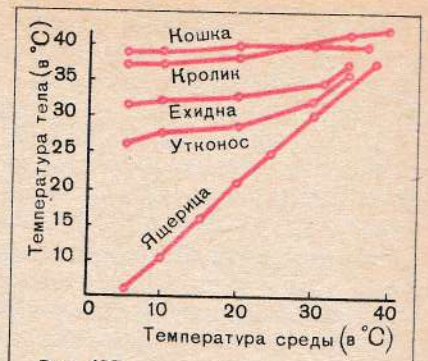


Рис. 127. Зависимость температуры тела различных животных от температуры воздуха.

несовершенна, что температура их тела зависит главным образом от температуры окружающей среды. Только у некоторых общественных насекомых, особенно у пчел, возник более эффективный способ поддержания температуры путем коллективной терморегуляции. Каждая отдельная пчела не способна сохранять постоянную температуру тела, но десятки тысяч пчел, составляющих семью, выделяют так много тепла, что в улье может поддерживаться постоянная температура 34—35°С, необходимая для развития личинок.

Наиболее совершенную терморегуляцию в процессе эволюции приобрели птицы и млекопитающие, т. е. теплокровные животные. Способность поддерживать постоянную температуру своего тела — очень важное приспособление, которое обеспечило известную независимость высших животных от термических условий среды — способность к активной жизни при разной температуре. У большинства птиц температура тела несколько выше 40°С, а у млекопитающих несколько ниже. Она сохраняется на постоянном уровне независимо от колебаний температуры окружающей среды. Так, при морозах около — 40°С температура тела песца составляет 38°С, а у белой куропатки 43°С, т. е. выше окружающей среды почти на 80°С. У примитивных австралийских млекопитающих утконоса и ехидны терморегуляция развита слабо и температура их тела сильно зависит от окружающих условий (рис. 127). Несовершенна терморегуляция также у мелких грызунов и детенышей большинства млекопитающих.

Для существования животных в изменчивых условиях среды большое значение имеет не только способность к терморегуляции, но и поведение, выбор места с более благоприятной температурой, активность в определенное время суток, постройка специальных убежищ и гнезд и т. д.

Температура, как и световой режим, от которого она зависит, закономерно изменяется в течение года и в связи с географической широтой. Для существования животных и растений

в климате умеренных и северных широт основное значение имеют приспособления не к температурным условиям лета, а к отрицательной температуре зимы.

Влажность. Вода играет исключительно важную роль в жизнедеятельности клетки. Поддержание количества воды на достаточно постоянном уровне составляет одну из основных физиологических функций любого организма.

Роль влажности как экологического фактора для наземных организмов обусловлена тем, что осадки (а соответственно влажность воздуха и почвы) распределяются на земной поверхности в течение года очень неравномерно. Так как большинство наземных животных и растений влаголюбивы, то недостаток влажности часто оказывается причиной, ограничивающей их жизнедеятельность и географическое распространение.

Приспособленность к переживанию при недостатке влаги ярко выражена у обитателей засушливых степей и пустынь.

У многолетних пустынных растений получение необходимого количества воды обеспечивается сильным развитием корней, иногда очень длинных (у верблюжьей колючки до 16 *м*), достигающих влажного слоя, или чрезвычайно разветвленных.

Важным приспособлением служит также осмотическое давление клеточного сока (до 60—80 *атм*), которое увеличивает сосущую силу корней и способствует удержанию воды в тканях. Поддержание водного баланса обеспечивается снижением испарения воды. Это достигается прежде всего изменением строения листа как основной испаряющей поверхности. У пустынных растений наблюдается утолщение покровных тканей листа, развитие на поверхности растения воскового слоя или густого опушения. Характерно также уменьшение листовой пластинки, превращение листьев в колючки, а часто полная потеря листьев (саксаул, джузгун, тамариксы и др.).

Большинство животных пустыни может обходиться без питьевой воды; те же виды, которым она необходима, отличаются способностью к быстрому и продолжительному бегу (кулан, верблюд, антилопа, джейран, сайга), что позволяет им совершать дальние миграции на водопой. Источником влаги для грызунов, пресмыкающихся, насекомых и других мелких животных служит пища. При этом очень важную роль в поддержании водного баланса имеет запасная вода, образующаяся в организме при окислительных реакциях. Особенно много такой воды дает окисление жира (100 *г* воды на 100 *г* жира). Поэтому характерные для многих обитателей пустыни обильные жировые отложения служат своеобразным резервом воды в организме, например горб у верблюда, подкожные отложения жира у грызунов. Защитой от потерь воды испарением у животных служит малая проницаемость наружных покровов тела. Очень важную роль играют также особенности поведения: большинство обитателей пустыни избегает иссушающего действия низкой влажности воздуха, как и перегрева, переходя к ночному образу жизни или скрываясь в норах.

Иной тип приспособления к недостатку влаги наблюдается у многих растений и животных, обитающих в условиях периодической сухости. У них возникает особое состояние физиологического покоя, которое характеризуется остановкой роста и развития, резко сниженным обменом, а у животных также более или менее полным прекращением двигательной активности и питания. Некоторые пустынные грызуны и черепахи с наступлением жаркого и сухого периода, когда выгорает растительность, впадают в летнюю спячку, продолжающуюся несколько месяцев.

Состояние покоя у многолетних растений часто сопровождается летним сбрасыванием листьев или полным отмиранием наземных частей, что имеет место у многих растений пустынь.

? **1.** В чем выражается биологическое воздействие ультрафиолетовых, видимых и инфракрасных лучей на организм? **2.** Какими путями холоднокровные организмы приспосабливаются к неблагоприятным температурным условиям среды? **3.** Приведите примеры приспособления животных и растений к недостатку влаги.

78. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ К СЕЗОННОМУ РИТМУ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Сезонная периодичность относится к числу наиболее общих явлений в живой природе. Она особенно ярко выражена в умеренных и северных широтах. В основе внешне простых и хорошо знакомых нам сезонных явлений в мире организмов лежат сложные приспособительные реакции ритмического характера, которые выяснены сравнительно недавно.

Сезонность в природе. В качестве примера рассмотрим сезонную периодичность в центральных районах нашей страны (рис. 128). Здесь ведущее значение для растений и животных имеет годовой ход температуры. Период, благоприятный для жизни, продолжается около шести месяцев.

Признаки весны появляются, как только начинает сходить снег. Еще не распустив листья, зацветают некоторые ивы, ольха, лещина, на проталинах даже сквозь снег пробиваются ростки первых весенних растений; прилетают перелетные птицы; появляются перезимовавшие насекомые. В это время даже небольшие заморозки повреждают растения, вызывают гибель многих насекомых.

В середине лета, несмотря на благоприятную температуру и обилие осадков, рост многих растений замедляется или полностью прекращается. Уменьшается количество цветущих растений. Заканчивается размножение у птиц. Вторая половина лета и ранняя осень — период созревания плодов и семян у большинства растений и накопления питательных веществ в их тканях. В это время уже заметны признаки подготовки к зиме. Формируются зимующие почки и одревеснеют побеги на деревьях; идет усиленный отток питательных веществ из листьев в стебли,

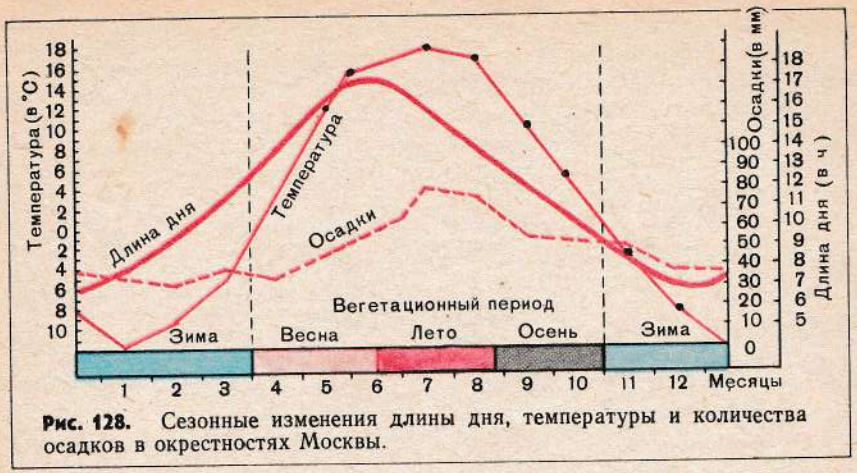


Рис. 128. Сезонные изменения длины дня, температуры и количества осадков в окрестностях Москвы.

корни и другие зимующие органы. У птиц и млекопитающих начинается осенняя линька, перелетные птицы сбиваются в стаи. Подготовка к зиме заканчивается опадением листьев растений, отлетом многих птиц, исчезновением насекомых и других беспозвоночных, которые прячутся или погибают. Еще до наступления устойчивых морозов в природе наступает период зимнего покоя.

Состояние зимнего покоя. Холодостойкость. Состояние зимнего покоя особенно выражено у организмов, не способных поддерживать собственную температуру тела, т. е. у растений, всех беспозвоночных животных и низших позвоночных. Зимний покой не просто остановка развития, вызванная низкой температурой, а очень сложное физиологическое приспособление. У каждого вида состояние зимнего покоя наступает лишь на определенной стадии развития. Так, у растений (в зависимости от вида) зимуют семена, надземные и подземные части с покоящимися почками, а у некоторых травянистых растений — прикорневые листья. На разных стадиях развития наступает зимний покой у насекомых. Малярийный комар и бабочки-крапивницы зимуют в стадии взрослого насекомого, бабочки-капустницы — в стадии куколки, непарный шелкопряд — в стадии яйца.

Зимующие стадии растений и животных имеют много сходных физиологических особенностей. Значительно снижена интенсивность обмена; например, дыхание семян и зимних почек едва уловимо, а покоящиеся стадии насекомых потребляют во много раз меньше кислорода, чем при активном развитии. Ткани организмов, находящиеся в состоянии зимнего покоя, содержат много запасных питательных веществ, особенно жиров и углеводов, за счет которых поддерживаются сниженные процессы обмена в течение зимовки. Обычно уменьшается количество воды в тканях, особенно в семенах, зимних почках растений. В соках тела увеличивается содержание веществ, повышающих устойчивость зимующих организмов к замерзанию и защищающих клетки от по-

вреждений кристаллами льда, образующимися при температуре ниже 0°С. Благодаря всем этим особенностям покоящиеся стадии способны длительно переживать суровые условия зимовки.

Морозостойкость растений и насекомых усиливается в течение зимы. Следовательно, организм в течение осени и зимы постепенно привыкает к снижению температуры. Это называют *холодным закаливанием.*

Сходные явления закаливания наблюдаются у многих зимующих насекомых. При низкой температуре в их тканях образуется глицерин, препятствующий промерзанию. Насекомые переживают зиму в переохлажденном, незамерзшем состоянии, а при образовании льда в клетках погибают. Так, тканевая жидкость куколки бабочки-капустницы замерзает при температуре ниже 20—25°С, а личинки короеда-заболонника — при —53°С. При такой низкой температуре обмен веществ в организме невозможен. Глубокое охлаждение вызывает временную обратимую остановку жизни. Такое состояние называют *анабиозом.*

Приспособление к зимовке у теплокровных. У позвоночных животных — птиц и млекопитающих — состояние полного анабиоза не наступает. Они не выдерживают замерзания и не приспособлены к переохлаждению. У них выработались иные приспособления к зимнему времени года, например осенняя линька. У млекопитающих летняя шерсть сменяется более густой и длинной, с обильным подшерстком, а у птиц образуется пух. Это уменьшает теплоотдачу. Часто при осенней линьке меняется окраска с темной на светлую, менее заметную зимой (заяц-беляк, белка, ласка, горностай, полярная куропатка и др.).

Малая теплопроводимость зимнего меха и оперения позволяет многим видам сохранить активность в течение холодного времени года. Зимняя активность возможна лишь у тех видов зверей и птиц, которые могут прокормиться в это время.

Животные, для которых корма зимой недостаточно, впадают в спячку (летучие мыши, многие грызуны, барсуки, медведи). Состояние спячки очень похоже на летний покой холоднокровных организмов. При спячке также резко снижаются все процессы обмена. У водоплавающих, насекомоядных и других птиц, которые не могут прокормиться зимой, возникли сезонные миграции (перелеты).

? **1. В чем выражаются приспособления к перенесению зимних условий у растений и животных?**

79. ФАКТОРЫ, УПРАВЛЯЮЩИЕ СЕЗОННЫМИ ЯВЛЕНИЯМИ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ. ФОТОПЕРИОДИЗМ

У растений и животных в течение года происходят глубокие изменения физиологического состояния, связанные с сезонной сменой климатических условий. У каждого вида выработался в процессе естественного отбора характерный годичный цикл с определенными последовательностью и длительностью периодов интенсивного роста и развития, размножения, подготовки к зиме и зимовке. Совпадение каждой из фаз жизненного цикла с временем года, к условиям которого эта фаза приспособлена, имеет решающее значение для существования вида. Если, например, морозостойкие покоящиеся стадии не сформируются к зиме, то такие особи неизбежно погибнут.

Наиболее заметна связь всех физиологических явлений с сезонным ходом температуры. Но хотя температура влияет на скорость жизненных процессов, все же не она служит главным регулятором сезонных явлений в природе. Весной и осенью при одинаковой температуре фенологические явления имеют противоположную направленность. Биологические процессы подготовки к зиме начинаются еще летом, когда температура высока. Если выращивать сеянцы березы или других древесных пород в оранжерее при постоянно высокой температуре, но при естественно изменяющемся освещении, то осенью они впадают в состояние покоя и сбрасывают листья. Озимые злаки в таких условиях не колосятся. Насекомые при высокой температуре впадают в зимующее состояние, у птиц наступает линька и появляется стремление к перелету. Следовательно, какие-то другие условия, а не температура влияет на сезонное состояние организма.

В регуляции сезонных циклов у большинства растений и животных главная роль принадлежит изменениям продолжительности дня. *Реакция на продолжительность дня получила название фотопериодизма.*

Значение фотопериодизма видно из результата опыта, показанного на рисунке 129. При искусственном круглосуточном освещении или продолжительности дня более 15 *ч* сеянцы березы растут непрерывно, не сбрасывая листьев. Но при освещении 10 или 12 *ч* в сутки рост сеянцев даже летом прекращается, вскоре происходит сбрасывание листьев и наступает зимний покой, как под влиянием короткого осеннего дня. Многие наши листопадные древесные породы — ива, белая акация, дуб, граб, бук— при длинном дне также становятся вечнозелеными.

Также сильно сказывается влияние длины дня и на животных. У насекомых и клещей длина дня обусловливает наступление зимнего покоя. Так, при содержании гусениц бабочки-капустницы в условиях длинного дня (более 15 *ч* света) из куколок вскоре выходят бабочки и без перерыва развивается последовательный ряд поколений. Но если гусениц содержать при дне короче 14 *ч*, то даже весной и летом получаются зимующие куколки, которые не развиваются в течение нескольких месяцев, несмотря на достаточно высокую температуру. Подобный тип реакции объясняет, почему в природе летом, пока день длинный, у насекомых может развиваться несколько поколений, а осенью развитие всегда останавливается на зимующей стадии.

У большинства птиц весенний, удлиняющийся день вызывает развитие половых желез и возникновение гнездовых инстинктов. Осеннее сокращение дня вызывает линьку, накопление запасных жиров и стремление к перелету.

Рис. 129.
Влияние длины дня на рост сеянцев березы:
1 — содержавшиеся при непрерывном освещении не впадают в состояние покоя и не сбрасывают листьев; *2* — при коротком дне прекращается рост и сеянцы сбрасывают листья.

Продолжительность дня определяет не только наступление зимнего покоя, но и другие сезонные явления у растений. Так, длинный день способствует образованию цветков у бо́льшинства наших дикорастущих растений. Такие растения называют *длиннодневными*. Из культурных к ним относятся рожь, овес, большинство сортов пшеницы и ячменя, лен. Однако некоторые растения, преимущественно южного происхождения, например хризантемы, георгины, для цветения нуждаются в коротком дне. Поэтому они зацветают у нас лишь в конце лета или осенью. Растения такого типа называют *короткодневными*.

Фотопериодизм — это общее, важное приспособление, регулирующее сезонные явления у самых различных организмов. Длина дня является сигнальным фактором, определяющим направление биологических процессов.

Почему именно сезонные изменения длины дня приобрели такое большое значение в жизни растений и животных? Поясним это на примере формирования зимующих стадий. Они специально приспособлены к перенесению холодного времени года. Но подготовка к зимнему покою требует длительного времени для физиологической перестройки организма и накопления необходимого запаса питательных веществ. Она должна начинаться до наступления холодов. Необходим заблаговременный и точный сигнал о приближении зимы.

Изменение длины дня всегда тесно связано с годовым ходом температуры и предшествует ее изменению; вслед за укорочением дня понижается и температура. В течение года длина дня изменяется строго закономерно и не подвержена случайным колебаниям, как другие экологические факторы. Поэтому длина дня служит точным астрономическим предвестником сезонных изменений температуры и других условий. Это объясняет, почему в самых разных группах организмов в процессе эволюции естественный отбор независимо выработал специальные фотопериодические реакции, управляющие сезонными явлениями.

Для возобновления развития зимующих растений, насекомых и других организмов обычно необходимо длительное пребывание на холоде. В течение зимовки происходят внутренние физиологические процессы, в результате которых снова возможно интенсивное развитие. Для преодоления покоя каждый вид нуждается в определенной длительности и глубине зимнего охлаждения.

«Биологические часы». Изучение фотопериодизма растений и животных показало, что реакция организмов на свет основана не просто на количестве получаемого света, а на чередовании в течение суток периодов света и темноты определенной длительности. Реакция организмов на продолжительность дня и ночи показывает, что они способны измерять время, т. е. обладают какими-то «биологическими часами». Этой способностью обладают все виды живых существ, от одноклеточных до человека.

«Биологическими часами», кроме сезонных циклов, управляются многие другие биологические явления, природа которых еще недавно оставалась загадочной. Они определяют правильный суточный ритм активности как целых организмов, так и процессов, происходящих даже на уровне клеток, в частности клеточных делений.

Управление сезонным развитием животных и растений. Выяснение роли длины дня в регуляции сезонных явлений открывает большие возможности для управления развитием растений и животных.

Приемы управления развитием, основанные на действии определенного светового и температурного режимов, уже получили широкое практическое применение в разных отраслях растениеводства. Их используют при круглогодичном выращивании на искусственном свету овощных культур и декоративных растений, при зимней и ранней выгонке цветов, для ускоренного получения рассады.

Предпосевной холодовой обработкой достигают колошения озимых культур при весеннем посеве, а также цветения и плодоношения уже в первый год многих двулетних растений. Увеличивая длину дня, удается повысить яйценоскость на птицефермах.

? **1. Приведите примеры фотопериодизма у растений и животных. 2. Что вы знаете о «биологических часах» и какие проявления их вы замечали?**

80. ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

В природе виды животных и растений распределяются не случайно; они всегда образуют определенные, сравнительно постоянные комплексы — сообщества. Мы их хорошо различаем в обыденной жизни, называя лесом, лугом, болотом, степью. Состав таких сообществ обусловлен не только сходством потребностей входящих в них видов к физическим условиям мест обитания, но и тесной зависимостью друг от друга. *Функциональную*

систему, включающую в себя сообщество живых существ и их среду обитания, называют экологической системой или экосистемой. Связи между компонентами ее возникают прежде всего на основе пищевых связей и способов получения энергии.

По способу получения и использования питательных материалов и энергии все организмы, как нам известно (стр. 171), разделяются на две резко различные группы — автотрофы и гетеротрофы. В процессе питания аэробные гетеротрофы в конечном счете разлагают органическое вещество до углекислоты, воды и минеральных солей, т. е. веществ, пригодных для повторного использования автотрофами. В некоторые экосистемы (например, в почву) входят и анаэробные микроорганизмы.

Таким образом, в природе возникает непрерывный круговорот биогенных веществ: необходимые для жизни химические вещества извлекаются автотрофами из окружающей среды и через ряд гетеротрофов вновь в нее возвращаются. Для осуществления этого процесса необходим постоянный приток энергии извне. Его источником служит лучистая энергия Солнца.

Круговорот веществ возник в процессе эволюции как необходимое условие существования жизни.

Движение вещества, вызванное деятельностью организмов, происходит циклически, и оно может быть использовано вновь и вновь, а энергия в этом процессе представлена однонаправленным потоком. Лучистая энергия Солнца лишь трансформируется организмами в другие формы: световая — в химическую, механическую и, наконец, в тепловую. В соответствии с законами термодинамики такие превращения всегда сопровождаются рассеиванием части энергии в форме тепла.

Цепи питания. Если общая схема круговорота веществ сравнительно проста, то в реальных условиях природы этот процесс принимает очень сложные формы. Ни один вид гетеротрофных организмов не способен сразу расщеплять органическое вещество растений до конечных минеральных продуктов (CO_2, H_2O, NH_3 и др.). Каждый вид использует лишь часть содержащейся в органическом веществе энергии, доводя его распад до определенной стадии. Непригодные для данного вида, но еще богатые энергией, остатки используются другими организмами.

Таким образом, в процессе эволюции в экологических системах сложились цепи взаимосвязанных видов, последовательно извлекающих материалы и энергию из исходного пищевого вещества.

Примеры пищевых цепей можно видеть всюду. Самый простой пример — когда травоядные животные поедают растения, а выделениями животных и их трупами питаются различные навозные и трупоядные насекомые и гнилостные микроорганизмы. Но в естественной обстановке цепи состоят из большего числа звеньев, так как в них включаются плотоядные животные — хищники и паразиты. Органические остатки образуются в результате жизнедеятельности всех членов цепи. Схема (рис. 130) показывает связи между организмами в цепи питания.

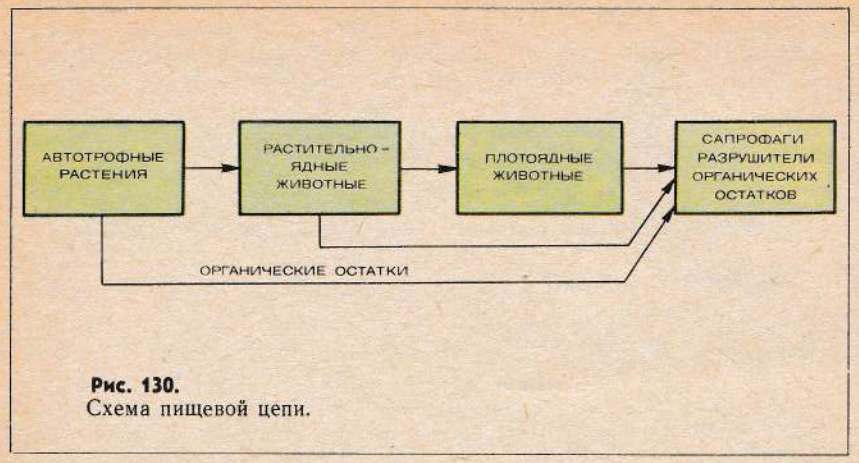


Рис. 130.
Схема пищевой цепи.

Потери энергии в цепях питания. Все виды, образующие пищевую цепь, существуют за счет органического вещества, построенного зелеными растениями. При этом действует важная закономерность, связанная с эффективностью использования и превращения энергии в процессе питания. Сущность ее заключается в следующем.

Суммарно лишь около 1% лучистой энергии Солнца, падающей на растение, превращается в потенциальную энергию химических связей синтезированных органических веществ и может быть использовано в дальнейшем при питании гетеротрофными организмами. Когда животное поедает растение, большая часть энергии, содержащейся в пище, расходуется на различные процессы жизнедеятельности, превращаясь при этом в тепло и рассеиваясь; только 5—20% энергии пищи переходит во вновь построенное вещество тела животного. Если травоядное животное поедает хищник, то снова теряется большая часть заключенной в пище энергии. Вследствие таких больших потерь полезной энергии цепи питания не могут быть очень длинными: обычно они состоят не более чем из 3—5 звеньев (пищевых уровней).

В результате потерь энергии количество образующегося органического вещества в каждом последующем пищевом уровне резко уменьшается. Так, если округленно принять, что в вещество тела животного переходит в среднем 10% энергии съеденной пищи, то очевидно, за счет 1 *т* растительной массы может образоваться 100 *кг* массы тела травоядного животного, а за счет последней — лишь 10 *кг* массы тела хищников. Реальные соотношения могут быть и иными, так как коэффициент использования энергии неодинаков у разных видов. Но всегда количество растительного вещества, служащего основой цепи питания, в несколько раз больше, чем общая масса растительноядных животных, а масса каждого из последующих звеньев пищевой цепи также прогрессивно уменьшается (рис. 131). Эту очень важную закономерность называют *правилом экологической пирамиды.*

Рис. 131.

Упрощенная экологическая пирамида чисел.

Можно различать несколько категорий «экологических пирамид». *Пирамида чисел* отражает число особей на каждом уровне пищевой цепи; *пирамида биомассы* — количество органического вещества (биомассу); *пирамида энергии* — количество энергии в пище. Все они, различаясь в абсолютном значении, имеют одну и ту же направленность.

Пищевые цепи в экосистемах не являются прямолинейными. Почти всегда разные компоненты питаются разными объектами и сами служат пищей различным членам экосистемы. В результате получается сложная сеть пищевых связей.

Биоценоз и биогеоценоз. Пищевые цепи составляют основу взаимосвязей в живой природе. Сложные взаимоотношения в них поддерживаются благодаря разносторонней приспособленности организмов разных видов друг к другу и к окружающим условиям неживой среды, сложившимся в процессе эволюции.

Цепи питания в каждом природном участке с более или менее однородными условиями существования составлены своими комплексами видов, образующими самоподдерживающуюся систему, в которой осуществляется круговорот веществ. Такие **устойчивые экологические системы называют биоценозами. Органические компоненты биоценоза неразрывно связаны с неорганическими — почвой, влагой, атмосферой и т. п., образуя вместе с ними устойчивую экосистему,** названную акад. В. Н. Сукачевым **биогеоценозом.** Следовательно, биоценоз — это биологическая часть биогеоценоза. Лес, луг, водоем с их населением, степь и другие естественные группировки представляют собой примеры биоценозов и биогеоценозов. Биогеоценоз охватывает как органические, так и неорганические компоненты экосистемы.

Большинство биогеоценозов имеет сходную структуру (рис. 132). Основу их составляют зеленые растения — производители живого вещества (*продуценты*). Обязательно присутствуют растительноядные и плотоядные животные — потребители живого органического вещества (*консументы*) и, наконец, разрушители органических остатков — преимущественно микроорганизмы, которые доводят распад органического вещества до простых минеральных соединений (*редуценты*). В биоценозе каждый из этих трех главных пищевых уровней образован многими видами. Существуют, однако, биоценозы, не включающие автотрофных растений, как, например, животные больших глубин океана или пещер. Однако во всех биоценозах подобного типа обязателен приток энергии извне в форме органических веществ,

которые как бы заменяют энергию, аккумулируемую в результате фотосинтеза (продуцентов). Для характеристики состава биоценоза и количественного анализа происходящих в нем процессов основное значение имеют следующие показатели.

Видовое разнообразие — число видов растений и животных, образующих данный биоценоз и разные пищевые уровни в нем.

Плотность видовых популяций, т. е. количество особей данного вида, отнесенное к единице площади или единице объема, например для планктона.

Биомасса — общее количество органического вещества и заключенной в нем энергии всей совокупности особей. Биомассу обычно выражают в весовых единицах в пересчете на сухое вещество на единицу площади или объема.

Для оценки энергетических процессов в экосистеме чрезвычайно важным показателем служит ее *биологическая продуктивность*. Под этим термином понимают скорость продуци-

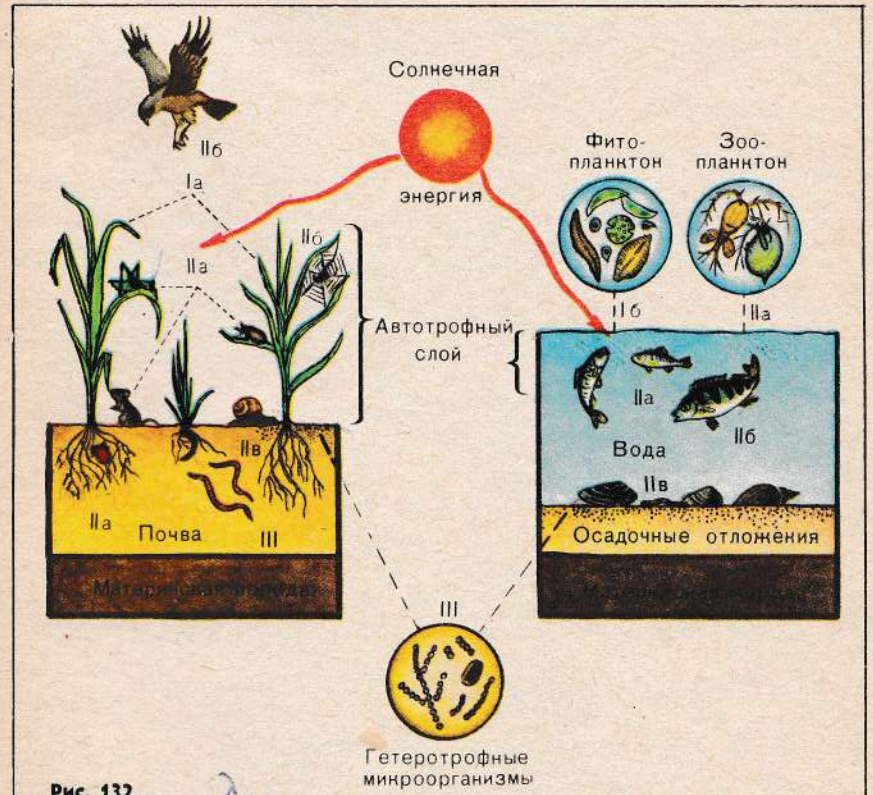


Рис. 132.
Сравнение общей структуры наземного и водного биоценозов.

I — растения, производящие органическое вещество: *а* — высшие растения; *б* — водоросли; *II* — животные — потребители органического вещества: *а* — растительноядные; *б* — плотоядные; *в* — питающиеся смешанной пищей; *III* — микроорганизмы — разрушители органического вещества.

рования биомассы. В биогеоценозах различают первичную и вторичную биологическую продуктивность. Под первичной продуктивностью понимают общую суммарную продукцию фотосинтеза, представляющую собой результат деятельности автотрофов — продуцентов (в основном зеленых растений, но также некоторых микроорганизмов). Она измеряется скоростью накопления создаваемого органического вещества. Солнечная энергия при этом переходит в потенциальную энергию органических соединений (см. § 46). Вторичная биологическая продуктивность относится к накоплению биомассы, которая осуществляется гетеротрофными компонентами экосистемы (консументами) за счет использования веществ и энергии, накопленной продуцентами. Они могут занимать разные места в цепях питания, или непосредственно используя продуценты как источник пищи (например, растительноядные животные), или питаясь другими животными.

Природные биоценозы очень сложны. В них всегда имеется много параллельных и сложно переплетенных цепей питания, а общее число видов часто измеряется сотнями и даже тысячами. Некоторые механизмы, поддерживающие целостность биоценоза и его устойчивость, удобнее рассмотреть на такой простой искусственной модели, как аквариум.

Аквариум как модель экологической системы. Каждый, кто держал дома рыб, знает, что они просто в сосуде с водой даже при регулярном кормлении долго существовать не могут. Уже по их поведению можно видеть, что условия в аквариуме быстро ухудшаются. Возникающий вследствие дыхания рыб недостаток растворенного в воде кислорода и избыток углекислоты заставляют рыб держаться у поверхности. Вода, загрязненная остатками пищи и выделениями рыб, мутнеет и загнивает. Этот пример хорошо иллюстрирует важное общее положение: организм, извлекая из среды необходимые для него вещества и выделяя вредные продукты обмена, неизбежно ухудшает условия собственного существования, если не происходит постоянного пополнения необходимых веществ и удаления вредных.

Обстановка в аквариуме существенно меняется при подсадке в него водных растений. Если рыба способна довольствоваться растительной пищей, то мы получаем простую экологическую систему, члены которой оказывают благоприятное влияние друг на друга.

Рыбы питаются органическим веществом, синтезированным растениями, а при дыхании поглощают O_2 и выделяют необходимый для растений CO_2.

Растение в процессе фотосинтеза поглощает из воды CO_2 и выделяет O_2, необходимый для дыхания рыб.

Но такая элементарная система еще очень неустойчива. Неиспользованные остатки пищи и продукты выделения рыб непригодны для усвоения растениями. В систему внедряются сапрофитные бактерии, а иногда и грибки, питающиеся органическими остатками. Размножаясь в массе, они вызывают помутнение воды и образование на растениях и стенках аквариума слизистой пленки. Это затрудняет фотосинтез растений и дыхание рыб.

Чтобы устранить подобные нежелательные явления и повысить устойчивость системы, необходимо ввести в нее недостающие звенья пищевой цепи. Важное место среди них занимают питающиеся бактериями инфузории, а также моллюски; последние, питаясь бактериальной слизью, одноклеточными водорослями и различными органическими остатками, очищают растения и стенки аквариума, вода становится прозрачной. В аквариуме постепенно складывается система, способная долго сохранять относительное равновесие.

В населении аквариума можно обнаружить все основные группы, характерные для биоценоза: автотрофы, гетеротрофы и разрушители органического вещества. Таким образом, в аквариуме в известной мере устанавливается круговорот веществ.

Экологическая система даже в самом хорошем аквариуме остается неполной. В ней не хватает необходимого большинству рыб животного корма. Приходится вносить извне дафний, мотыля и т. д.

Почему не удается включить дафний в эту экологическую систему и создать полную пищевую цепь, в которой рыбы были бы постоянно обеспечены живым кормом? Основная причина в том, что в небольшом объеме аквариума рыбы уничтожают дафний быстрее, чем они размножаются. Следовательно, главные звенья пищевой цепи здесь численно не сбалансированы. В аквариуме корм всегда является ограничивающим фактором для рыб.

? 1. Расскажите, что такое цепи питания. Приведите примеры. 2. Что такое «биологическая продуктивность»? Иллюстрируйте это понятие конкретными примерами. 3. Что такое биоценоз и биогеоценоз? Приведите примеры природных биоценозов.

В этот день всё здорово вышло, я удачно расправилась со всеми преградами.

81. ПРИРОДНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

1. Биоценоз пресноводного водоема. Любой природный водоем, например озеро или пруд, с его растительным и животным населением представляет собой отдельную экологическую систему, или биоценоз. Эта природная система обладает более совершенной саморегуляцией и способностью к непрерывному самовозобновлению, чем рассмотренная выше модель аквариума.

Виды растений и животных, населяющих водоем, распределяются в нем неравномерно. Каждый вид встречается в тех условиях, к которым наиболее приспособлен. Поэтому в разных участках водоема образуются довольно постоянные и характерные для них видовые комплексы — сообщества растений и животных, члены которых между собой более тесно связаны, чем с другими. Природные экологические системы всегда состоят из многих соподчиненных видовых группировок (сообществ). Наиболее разнообразные и благоприятные для жизни условия создаются в прибрежной зоне. Здесь вода теплее, так как прогревается солнечными лучами, и достаточно насыщена кислородом. Обилие света, проникающего до дна, обеспечивает развитие многих высших растений. Многочисленны и мелкие водоросли. В прибрежной зоне обитает и большинство животных. Одни приспособлены к жизни на водных растениях, другие активно плавают в толще воды: рыбы, хищные жуки-плавунцы и водяные клопы. Многие обитают на дне: перловицы, беззубки, личинки некоторых насекомых (ручейников, стрекоз, поденок), ряд червей и т. п. Даже поверхностная пленка воды служит местом обитания специально приспособленных к ней видов. В тихих заводях можно видеть бегающих по поверхности воды хищных клопов-водомерок и быстро плавающих кругами жуков-вертячек. Обилие пищи и другие благоприятные условия привлекают в прибрежную зону рыб.

В глубоких придонных участках водоема, куда слабо проникает солнечный свет, жизнь беднее и однообразнее. Фотосинтезирующие растения здесь не могут существовать. Нижние слои воды вследствие слабого перемешивания остаются холодными и содержат мало кислорода. К этим условиям приспособлены лишь немногие виды животных (некоторые черви и личинки комаров-мотылей), которые обитают в иле, питаясь органическими остатками и микрофлорой — бактериями и грибками.

Особые условия создаются и в толще воды открытых участков водоема. Она заселена массой мельчайших растительных и животных организмов, которые сосредоточены в верхних, более прогреваемых и хорошо освещаемых слоях воды. Здесь развиваются различные микроскопические водоросли; водорослями и бактериями питаются многочисленные простейшие — инфузории, а также коловратки и ракообразные. Весь этот комплекс мелких взвешенных в воде организмов называют *планктоном*.

В круговороте веществ и в жизни водоема планктону принадлежит очень важная роль.

Пищевые связи и регуляция. Рассмотрим, за счет чего существует и как поддерживается система обитателей водоема. Рисунок (форзац III) показывает, что все обитатели прямо или косвенно связаны между собой пищевыми взаимоотношениями.

На схеме прослеживаются цепи питания, состоящие из нескольких последовательных звеньев. Например, растительными остатками и развивающимися на них бактериями питаются простейшие, которых поедают мелкие рачки; рачки, в свою очередь, служат пищей рыбам, а их могут поедать хищные рыбы. Любая из многочисленных пищевых цепей в водоеме всегда начинается либо с автотрофных растений, либо с органических остатков, которые в конечном счете являются также результатом жизнедеятельности растений.

Почти все виды питаются не одним каким-нибудь типом пищи, а используют разные пищевые объекты. Пищевые цепи сложно переплетены. Отсюда следует важный общий вывод: если какой-нибудь член биоценоза выпадает, то система не нарушается, так как используются другие источники пищи. В этом одна из причин устойчивости природных биогеоценозов. Чем больше видовое разнообразие, тем система устойчивее.

Первичным источником энергии в водном биоценозе, как и в большинстве экологических систем, служит солнечный свет, за счет которого растения синтезируют органическое вещество. Очевидно, биомасса и продуктивность всех существующих в водоеме животных полностью зависят от биологической продуктивности растений.

Часто причиной низкой продуктивности естественных водоемов бывает недостаток минеральных веществ (в особенности азота и фосфора), необходимых для роста автотрофных растений, или неблагоприятная кислотность pH воды. Внесение минеральных удобрений, а в случае кислой среды известкование водоемов способствует размножению растительного планктона, которым питаются животные, служащие кормом для рыб. Таким путем повышают рыбную продуктивность рыбохозяйственных прудов.

Биогеоценоз широколиственного леса. Среди наземных биогеоценозов одним из наиболее сложных является широколиственный лес, например дубрава.

Дубрава — очень совершенная и устойчивая экологическая система, способная при неизменных внешних условиях существовать веками. Биогеоценоз дубравы составляет более сотни видов растений и несколько тысяч видов животных.

В наземных биоценозах основную биологическую продукцию создают высшие растения. В лесу это преимущественно многолетние древесные породы.

Растения. Характерная черта лиственного леса заключается в видовом разнообразии растительности. Между растениями происходит усиленная конкуренция за основные жизненные условия: пространство, свет, воду с растворенными в ней минеральными веществами. В результате длительного естественного отбора у растений дубравы выработались приспособления, позволяющие разным видам существовать совместно. Это ярко проявляется в характерной для дубравы ярусности.

Верхний ярус образуют наиболее светолюбивые древесные породы: дуб, ясень, липа. Ниже располагаются сопутствующие им менее светолюбивые деревья: клен, яблоня, груша и др. Еще ниже расположен ярус подлеска, образованный различными кустарниками: лещиной, бересклетом, крушиной, калиной и т. п. Наконец, на почве произрастает ярус травянистых растений.

Чем ниже ярус, тем образующие его растения более теневыносливы.

Ярусность выражена также в расположении корневых систем; она является как бы зеркальным отражением ярусности надземных частей. Деревья верхних ярусов обладают наиболее глубокой корневой системой и могут использовать воду и минеральные вещества из глубинных слоев почвы.

Условия освещения в широколиственном лесу резко изменяются в течение года. В связи с этим среди травянистых растений выделилась очень характерная для дубрав группа так называемых весенних *эфемероидов*. Такие растения развиваются и зацветают до распускания листьев деревьев, когда в лесу много света и достаточно почвенной влаги. Ранней весной быстро развивается ковер пролески, ветреницы, хохлатки, гусиного лука, чистяка. Их яркие цветки привлекают многочисленных светолюбивых насекомых-опылителей: шмелей, пчел.

Все эфемероиды обладают луковицами или корневищами, содержащими запас питательных веществ, что обеспечивает возможность быстрого весеннего развития, которое начинается еще под снегом. Ко времени полного распускания листьев деревьев эфемероиды успевают не только отцвести, но и накопить запас питательных веществ в подземных частях. К концу весны надземные части большинства их отмирают.

и не очень больно

Летние травянистые растения дубрав очень теневыносливы.

Дубрава относится к числу высокопродуктивных экосистем с высокой биологической продуктивностью. Вследствие ее сложной многоярусности общая площадь листьев растений, произрастающих на каждом гектаре, достигает 4—6 *га*. Такой мощный фотосинтетический аппарат улавливает и трансформирует в потенциальную энергию созданного органического вещества около 1% годового притока солнечной радиации. Последняя в средних широтах составляет около 38 млрд. *кдж/га* (9 млрд. *ккал/га*). Почти половина синтезированного вещества расходуется самими растениями в процессе дыхания. Чистая продукция в виде прироста органического вещества в надземных частях растений составляет 5—6 *т* на каждый гектар за год. К этому следует добавить 3—4 *т* ежегодного прироста подземных частей.

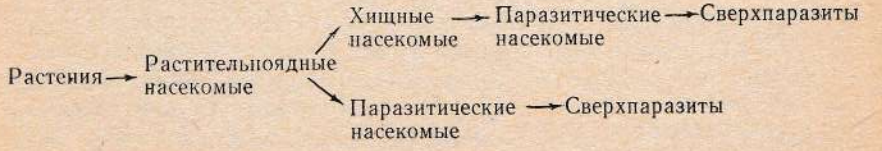
Таким образом, первичная продукция дубрав достигает почти 10 *т/га* в год. Значительная часть этой массы (до 4 *т*) идет на создание листьев и других ежегодно возобновляемых частей (цветы, плоды и т. п.). Около 30% подземной продукции составляет главную часть биомассы в лесу. Следующие данные показывают примерное распределение надземной биомассы на 1 *га* лиственного леса.

Древесные растения:

листья	4 *т*
ветви	30 *т*
стволы	240 *т*
Травянистые растения	1 *т*

Животные и цепи питания в дубравах. Богатство и разнообразие растительности, производящей громадное количество органического вещества, которое может быть использовано в качестве пищи, становится причиной развития в дубравах многочисленных потребителей из мира животных, от простейших до высших позвоночных — птиц и млекопитающих. Наиболее разнообразны здесь членистоногие, особенно насекомые. Это объясняется тем, что они приспособлены к самым различным местам обитания.

Растительноядные насекомые служат пищей для многочисленных хищных насекомых: паукообразных и других членистоногих. Имеется и богатая фауна паразитических насекомых, главным образом перепончатокрылых и двукрылых: наездников и мух-тахин. Многочисленны и сверхпаразиты, т. е. виды, развивающиеся в паразитах. Таким образом, в этой группе прослеживаются длинные пищевые цепи, состоящие из 4—5 звеньев.



Сложные пищевые цепи возникают и в других группах животных. Так, насекомые служат основной пищей для насекомоядных птиц. Среди млекопитающих пищевую цепь, например, составляют растительноядные мышевидные грызуны и зайцы, а также копытные, за счет которых существуют хищники: ласка, горностай, куница, лиса, волк. Все виды позвоночных служат средой обитания и источником питания для различных наружных паразитов, преимущественно насекомых и клещей, а также внутренних паразитов: плоских и круглых червей, простейших, бактерий.

Соответственно общей закономерности рассеивания энергии количество производимой биомассы резко убывает в каждом последующем звене пищевой цепи, а так как размер тела хищника обычно больше, чем жертвы, то количество особей хищников в цепи плотоядных форм убывает еще сильнее. Это видно из следующих данных. На 1 *га* количество растительноядных насекомых исчисляется миллионами особей, насекомоядных птиц — в среднем 20—30 пар, а хищных — меньше единицы.

Пищевые цепи в лесу переплетены в очень сложную пищевую сеть, поэтому выпадение какого-нибудь одного вида животных обычно не нарушает существенно всю систему. Значение разных групп животных в биоценозе неодинаково. Исчезновение, например, в большинстве наших дубрав всех крупных растительноядных копытных: зубров, оленей, косуль, лосей — слабо отразилось бы на общей экосистеме, так как их численность, а следовательно, биомасса никогда не была большой и не играла существенной роли в общем круговороте веществ. Но если бы исчезли растительноядные насекомые, то последствия были бы очень серьезными, так как насекомые выполняют важную в биоценозе функцию опылителей, участвуют в разрушении опада и служат основой существования многих последующих звеньев пищевых цепей.

Саморегуляции в лесном биоценозе. В лесу число видов животных-потребителей гораздо больше, чем число видов растений, за счет которых они существуют. Вместе с тем суммарная биомасса животных по сравнению с растениями мала. Следующие цифры дают представление о средней биомассе главных групп позвоночных животных в европейских заповедных лесах:

Копытные (олень, косуля, кабан)	2 *кг/га*
Грызуны и другие мелкие млекопитающие	5 *кг/га*
Птицы	1—3 *кг/га*

Биомассу всех позвоночных животных можно считать примерно равной 10 *кг/га*. Для поддержания такой биомассы животные используют незначительную часть первичной растительной продукции. Биомассы растительноядных беспозвоночных больше, чем биомассы зверей и птиц, но и они уничтожают не более 10—20% ежегодного прироста растений. Такое соотношение биомассы растений — производителей живого органического вещества и животных — его потребителей не случайно, а отражает очень важную закономерность лесного биоценоза. Оно поддерживается автоматически действующими механизмами, регулирующими численность видовых популяций в биоценозе.

Процесс саморегуляции в дубраве проявляется в том, что все разнообразное население леса существует совместно, не уничтожая полностью друг друга, а лишь ограничивая численность особей каждого вида определенным уровнем. Насколько велико в жизни леса значение такой регуляции численности, можно видеть из следующего примера.

Листьями дуба питается несколько сотен видов насекомых, но в нормальных условиях каждый вид представлен столь малым количеством особей, что даже их общая деятельность не наносит существенного вреда дереву и лесу. Между тем все насекомые обладают большой плодовитостью. Количество яиц, откладываемых одной самкой, редко бывает менее 100. Многие виды способны давать 2—3 поколения за лето. Следовательно, при отсутствии ограничивающих факторов численность любого вида насекомых возрастала бы очень быстро и привела бы к разрушению экологической системы.

Так как в нормальных условиях численность любого растительноядного вида незначительно колеблется около некоторого среднего уровня, то ясно, что в каждом поколении из потомства одной пары в среднем выживает количество, равное числу родителей, т. е. лишь две особи, а остальные погибают. Какие причины вызывают их гибель? Очевидно, это не недостаток корма, так как он остается несъеденным. Наблюдения показывают, что некоторая часть потомства погибает под влиянием различных неблагоприятных условий погоды. Но основную массу уничтожают другие члены биоценоза: хищные и паразитические насекомые, птицы, болезнетворные микроорганизмы.

Интенсивное уничтожение в конечном счете обеспечивает совместное существование различных видов животных и растений в биоценозе, так как иначе вследствие чрезмерного размножения были бы быстро исчерпаны источники пищи. Интенсивное уничтожение приводит одновременно к естественному отбору более жизнеспособных особей и таким образом поддерживает и совершенствует приспособленность вида к условиям среды.

Ограничивающее действие экологической системы все же не исключает полностью случаев массового размножения вредителей, которое бывает связано с сочетанием благоприятных факторов среды (см. «Волны жизни», стр. 45). Временами некоторые насекомые, например непарный шелкопряд, златогузка, листовертка, появляются в таком количестве, что полностью уничтожают листья деревьев. Однако после такой массовой вспышки особенно интенсивно проявляются регулирующие факторы (паразиты, болезнетворные бактерии и др.), которые снижают численность вредителей до средней нормы.

Минерализация органических остатков. Очень большое значение в жизни леса имеют процессы разложения и минерализации массы отмирающих листьев, древесины, остатков животных и продуктов их жизнедеятельности.

Из общего ежегодного прироста биомассы надземных частей растений около 3—4 *т* естественно отмирает и опадает, образуя так называемую лесную подстилку. Значительную массу составляют также отмершие подземные части растений. С опадом возвращается в почву большая часть потребленных растениями зольных веществ и азота.

Животные остатки очень быстро уничтожают жуки-мертвоеды, кожееды, личинки падальных мух и другие насекомые, а также гнилостные бактерии. Труднее разлагается клетчатка и другие прочные вещества, составляющие значительную часть растительного опада. Но и они служат пищей для ряда организмов, начиная с грибков и бактерий, обладающих специальными ферментами, гидролизирующими эти вещества до легкоусвояемых сахаров.

Деятельность многочисленных насекомых и других членистоногих, дождевых червей, низших грибов и ряда бактерий приводит к почти полному окислению органических остатков с образованием большого количества двуокиси углерода, воды и поступающих в почву минеральных веществ.

Пока синтезированное вещество остается в живых тканях растений, потребление его гетеротрофами очень ограниченное. Но как только растения погибают их вещество полностью используется разрушителями (редуцентами). Не удивительно поэтому, что в лесу биомасса малозаметных почвенных животных, питающихся опадом, в несколько раз больше, чем биомасса растительноядных видов. Значительную часть биомассы составляют дождевые черви, производящие огромную работу по разложению и перемещению органических веществ в почве. Общее число особей насекомых панцирных клещей, червей и других беспозвоночных достигает многих десятков и даже сотен миллионов на гектар. В разложении опада особенно велика роль бактерий и низших сапрофитных грибков. В результате деятельности всего комплекса редуцентов в дубраве формируется характерный для этого биоценоза тип почвы — серые лесные почвы.

В общем в лесном биоценозе ясно прослеживаются главные этапы круговорота веществ и движения энергии.

Лесной биогеоценоз, использующий солнечную энергию, в принципе неистощим как источник органического сырья. Понятно поэтому большое внимание, которое уделяют охране леса, восстановлению лесов и разумному использованию их. Правильно поставленное лесное хозяйство; учитывающее особенности леса как сложной экосистемы, позволяет длительно эксплуатировать лесные массивы, не уничтожая их, а повышая выход хозяйственно ценной продукции.

? 1. В чем заключаются основные причины изменения биологической продуктивности водоемов? 2. В чем причины устойчивости лесных биоценозов (круговорот веществ, саморегуляция системы)? 3. Укажите некоторые основные цепи питания в биоценозе пресноводного водоема и лесной дубравы. 4. В чем выражаются процессы саморегуляции в биоценозе дубравы?

Хотя биоценоз является саморегулирующейся системой, стремящейся к устойчивому состоянию, однако последнее никогда не достигается полностью. Этому препятствует непостоянство внешних условий, например климатических, а также изменения, возникающие в результате жизнедеятельности организмов, составляющих биогеоценоз. Остановимся на двух проявлениях изменчивости биоценоза: на изменении численности отдельных видов и на изменениях самих биогеоценозов.

Колебания численности. Численность популяции любого вида животных или растений зависит от баланса рождаемости и гибели. Повышение рождаемости может вызвать увеличение популяции, как и понижение числа погибающих. В природе оба показателя зависят от множества экологических факторов, действующих часто в противоположных направлениях. Поэтому численность всегда в какой-то мере колеблется. В наземных биогеоценозах особенно выражены колебания численности в популяциях животных. В результате взаимных приспособлений разных видов в биогеоценозе устанавливается определенный для каждого вида уровень таких колебаний. Для одних видов колебания невелики, для других могут быть значительными, и вид, редкий в данном году, может в следующем стать обычным. Знание причин, вызывающих колебания численности, особенно важно в отношении полезных и вредных животных.

Чтобы установить непосредственные причины колебания численности, необходимо знать детально биологию интересующего нас вида и его врагов, знать особенности влияния на данный вид различных экологических факторов и, наконец, изменчивость этих факторов. Сопоставляя такие данные, можно обнаружить тот из факторов среды, который чаще и сильнее отклоняется от оптимальной для вида величины и, следовательно, ограничивает численность популяции.

Рассмотрим некоторые примеры. Численность многих видов животных зависит от изменений количества корма. Такая связь особенно заметна на видах, узкоприспособленных к определенному типу пищи. Так, белка питается главным образом семенами хвойных деревьев, и поэтому численность ее сильно зависит от урожая шишек. Пища является основным ограничивающим фактором и для хищников.

Размножение растительноядных насекомых также сдерживается преимущественно хищниками, паразитами и болезнетворными микроорганизмами. Но если нормальные соотношения между растительноядными насекомыми и их врагами нарушаются, то численность первых может увеличиваться в десятки и сотни раз.

Массовые размножения вредных насекомых наносят особенно большой урон сельскому хозяйству. Вспышки размножения вредителя бывают разной силы и обычно длятся недолго. Численность вредителя, достигнув максимума, очень быстро снижается. Для большинства вредителей причины снижения сходны. Они заключаются в ускоренном размножении хищников и паразитов, а также в развитии различных вирусных, бактериальных и грибковых заболеваний. Действию этих биологических факторов способствует возникающий при массовых размножениях недостаток корма.

Труднее определить причины, вызывающие вспышки размножения. Как правило, они связаны с прямыми или косвенными действиями условий погоды. Так, массовое размножение сибирского шелкопряда, наблюдающееся иногда на миллионах гектаров хвойных лесов, обычно наступает после сухого, теплого лета.

Большое влияние на соотношение видов в биоценозе оказывает деятельность человека. Общеизвестно, что неограниченная охота привела местами к почти полному уничтожению многих ценных промысловых зверей и птиц, например бобров, копытных, водоплавающей дичи и т. д. Иногда деятельность человека приводит и к усиленному размножению вредных видов. Так, против вредных насекомых стали широко применять некоторые яды. Они уничтожают не только вредных насекомых, но и бóльшую часть хищных и паразитических животных. Вместе с тем некоторые устойчивые к ядам сосущие насекомые и растительноядные клещи, которые прежде подавлялись хищниками, стали усиленно размножаться и вредить. Изучение динамики численности различных организмов в биоценозе и причин, ее определяющих, необходимо для умения предвидеть и предотвращать массовое размножение вредных видов. Это одна из важных задач экологии.

Смена биогеоценоза. Любой биоценоз развивается и эволюционирует.

Ведущее значение в процессе смены наземных биогеоценозов принадлежит растениям, но их деятельность неотделима от деятельности остальных членов системы, и биогеоценоз всегда живет и изменяется как единое целое. Велика также роль деятельности человека. Знать закономерности и направление естественной смены биогеоценоза необходимо не только для понимания причин разнообразия окружающей нас природы, но и для управления этими процессами.

Смена идет в определенных направлениях, а длительность существования разных биогеоценозов очень различна. Чем полнее круговорот веществ в биоценозе, тем он более устойчив и долговечен. В природе смена биогеоценоза происходит в направлении от менее устойчивых к более устойчивым.

Примером изменения недостаточно сбалансированной системы может служить зарастание водоема. Вследствие недостатка кислорода в придонных слоях воды часть органического вещества остается неокисленной и не используется в дальнейшем круговороте веществ. В глубоких местах остатки планктона откладываются на дне, образуя мелкозернистый ил. В прибрежной зоне накапливаются остатки водной растительности, образующие торфянистые отложения. Водоем мелеет, чему способствуют также отложения глины и песка, поступающие с водосборной пло-

щади. Прибрежная водная растительность распространяется к центру водоема, образуются торфянистые отложения. Озеро постепенно превращается в болото. Исчезают рыбы и планктон открытых участков. Многие растения и животные замещаются другими видами, более приспособленными к условиям болот. Окружающая наземная растительность постепенно надвигается на место бывшего водоема. В зависимости от местных условий здесь может возникнуть осоковый луг, лес или иной тип биогеоценоза.

Некоторые устойчивые биоценозы после нарушения способны к самовосстановлению, которое осуществляется через ряд этапов. Примером может служить закономерная смена биоценозов при восстановлении елового леса. После вырубки или пожара условия на месте ельника настолько изменяются, что ель не может снова заселить освободившуюся площадь. На открытых местах всходы ели повреждаются весенними заморозками, страдают от солнечного нагрева и не могут конкурировать со светолюбивыми растениями. В первые два года на вырубках и гарях буйно развиваются травянистые растения: кипрей (иван-чай), вейник и др. Вскоре появляются многочисленные всходы березы, осины, а иногда сосны, семена которых легко разносятся ветром. Они вытесняют травянистую растительность и постепенно образуют мелколиственный или сосновый лес. Только теперь возникают условия, благоприятные для возобновления ели. Теневыносливые всходы ели успешно конкурируют с подростом светолюбивых лиственных пород. Когда ель достигает верхнего яруса, она полностью вытесняет лиственные деревья. Так через ряд временных биоценозов восстанавливается исходный биогеоценоз елового леса. Этот процесс занимает более ста лет, причем каждый последующий биоценоз долговечнее предыдущего. Смена биоценозов — очень распространенное явление. Вмешательство человека может изменять естественные смены или задерживать их развитие на хозяйственно более ценной стадии.

Географическая зональность биогеоценов. Различные типы биогеоценов тесно связаны с географической зональностью.

На территории СССР с севера на юг последовательно располагается ряд природных зон: тундра, тайга, лиственный лес, степь, пустыня. Каждую зону характеризуют преобладающие типы коренных биогеоценозов. Наиболее заметно зональные изменения проявляются в растительности — ведущем компоненте биоценоза. Это сопровождается столь же сильным изменением видового состава животных-потребителей и организмов, разрушающих органическое вещество. Почва, будучи важной составной частью экосистемы и результатом ее деятельности, также меняется по географическим зонам.

? **1. Приведите примеры смены биоценозов в природе. 2. Какие основные абиотические факторы определяют географическую зональность биоценозов? 3. Приведите примеры изменения биоценозов под воздействием человека.**

ГЛАВА XVI.

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

83. БИОСФЕРА И СВОЙСТВА БИОМАССЫ

Биология планеты. Достижения биологической науки свидетельствуют о том, что человечество вступает в «век биологии». В этот век особое значение приобретают знания о жизненных процессах в целом, происходящих на всей планете. Исследования космоса позволили рассматривать Землю извне и изучать окружающие ее сферы. Увеличение народонаселения на Земле требует изыскания новых пищевых ресурсов. Вредные отходы промышленности и транспорта ставят проблему охраны не только живых организмов, но и чистоты вод и воздуха. В связи с этим необходимо понять роль живой природы в круговороте обмена веществ на Земле. Главное — определить значимость живой природы как носителя и трансформатора энергии.

Зеленые растения создают органические вещества, служащие пищей и источником энергии для всех других живых организмов: незеленых растений, животных и человека. Солнечная энергия превращается ими на Земле в энергию жизни.

Биосфера и ее границы. Изучение многообразия форм органического мира и закономерностей его развития не будет полным без понимания места и роли живых организмов в целом на всей планете Земля. *Совокупность всех живых организмов составляет живое вещество или биомассу планеты.*

Жизнедеятельность организмов изменила и изменяет земную кору и атмосферу. Растительная часть биомассы за миллиарды лет очистила атмосферу от углекислого газа, обогатила ее кислородом и привела к отложению углерода в известняках, каменных углях, нефти.

В процессе эволюции на Земле образовалась особая оболочка, или сфера, населенная живыми организмами. Эта земная оболочка, или область жизни, названа *биосферой* (греч. «биос»— жизнь, «сфера» — шар). Впервые это название было дано Ж.-Б. Ламарком. Учение о биосфере создано акад. В. И. Вернадским (1863—1945), основоположником новой науки — биогеохимии, связывающей химию Земли с химией жизни и установившей роль живого вещества в преобразовании земной поверхности.

На планете Земля различают несколько геосфер (рис. 133). *Литосфера* (греч. «литос» — камень) — внешняя твердая оболочка земного шара. Она состоит из двух слоев: верхнего — осадочные породы с гранитом и нижнего — базальта. Слои расположены неравномерно. Гранит выходит местами на поверхность.

Все океаны, моря (совокупность их называют Мировым океаном), составляющие 70,8% поверхности Земли, а также озера, реки образуют *гидросферу*. Глубина океана в среднем 3,8 *км*, в отдельных впадинах — до 11,034 *км*. Над поверхностью литосферы и гидросферы вверх до 100 *км* простирается *атмосфера*.

Нижний слой атмосферы, в среднем высотой 15 *км*, называют *тропосферой* (греч. «тропэ» — перемена). Тропосфера включает взвешенные в воздухе водяные пары, перемещающиеся при неравномерном нагреве поверхности Земли.

Над тропосферой различают *стратосферу* (лат. «стратум» — слой) высотой до 100 *км*. У границы ее возникают северные сияния. В стратосфере на высоте 45 *км* свободный кислород под влиянием солнечной радиации превращается в озон ($O_2 \longrightarrow O_3$), который образует экран и отражает губительные для живых организмов космические излучения и частично ультрафиолетовые лучи Солнца.

Выше стратосферы идет *ионосфера* — слой разреженного газа из ионизированных атомов.

Среди всех сфер Земли особое место занимает биосфера. **Биосфера — геологическая оболочка, населенная живыми организмами.** Она охватывает поверхность Земли, верхнюю часть литосферы, всю гидросферу, тропосферу и нижнюю часть стратосферы (рис. 133). В биосфере проявляется деятельность живого вещества: растений, животных, микроорганизмов и человечества. Границы биосферы определяются наличием условий, необходимых для жизни различных организмов (рис. 134). Верхний предел жизни биосферы ограничен интенсивной концентрацией ультрафиолетовых лучей; нижний — высокой температурой земных недр (свыше 100°С). Крайних пределов ее достигают только низшие организмы — бактерии. Споры бактерий и грибов залетают на высоту 20 *км*, а анаэробных бактерий находят в земной коре на глубине свыше 3 *км*, в водах месторождений нефти.

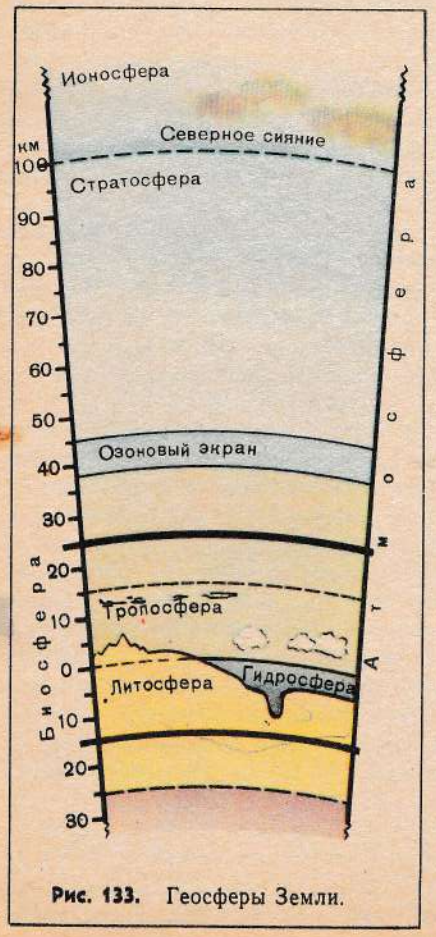


Рис. 133. Геосферы Земли.

Наибольшая концентрация живой массы в биосфере сосредоточена у поверхности суши и океана, у границ соприкосновения литосферы и атмосферы, гидросферы и атмосферы, гидросферы и литосферы. В этих местах сосредоточены непременные условия жизни — тепло, вода, кислород и химические элементы, нужные для питания организмов. К верхним слоям атмосферы, в глубь океана и недр литосферы концентрация жизни уменьшается. Накопление биомассы обусловливается жизнедеятельностью зеленых растений.

Масса живого вещества по сравнению с массой земной коры незначительна. И тем не менее многие изменения земной коры обусловлены жизнедеятельностью биомассы.

Свойства живого вещества. *Организмы, составляющие биомассу, обладают громадной способностью воспроизводства — размножения и распространения по планете.*

Энергия биомассы особенно проявляется в размножении. «Живое вещество — совокупность организмов, — подобно массе газа, растекается по земной поверхности и оказывает определенное давление в окружающей среде, обходит препятствия, мешающие его продвижению, или ими овладевает, их покрывает. Это движение достигается путем размножения организмов... Уже К. Линней ясно видел, что это свойство должно считаться

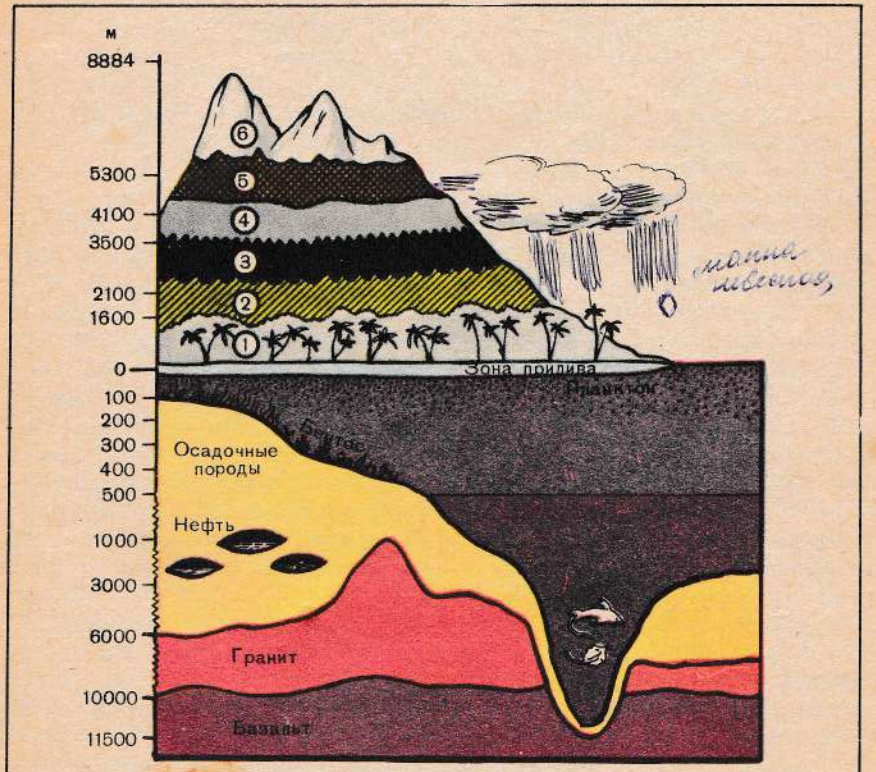


Рис. 134.
Пределы жизни в биосфере:
1 — тропические и субтропические леса; *2* — широколиственные леса; *3* — хвойные леса; *4* — альпийские луга; *5* — тундра; *6* — льды.

основным для живого, той непроходимой гранью, которая отделяет его от мертвой косной материи» (Вернадский).

В некоторые годы размножение отдельных видов вспыхивает с такой силой, что влечет нашествие громадных масс насекомых (саранча), грызунов и других животных (стр. 294). Захват пространства разными организмами обусловлен интенсивностью их размножения.

Мелкие организмы, особенно в водной среде, размножаются и распространяются очень быстро. Численность некоторых бактерий удваивается каждые 22 *мин.* Быстро размножаются членистоногие, составляющие главную массу животных суши. При достаточном питании и свободном от других организмов пространстве вся поверхность Земли была бы с различной скоростью покрыта определенными растениями или животными:

Бактериями холеры	— в 1,25 сут.
Инфузориями (парамеция)	— в 31,8 сут.
Водорослями планктона	— в 183 сут.
Мухой домашней	— в течение года
Клевером	— в 11 лет
Крысой	— в 8 лет

Размножение и быстрое распространение организмов, особенно одноклеточных, определило «всюдность» (Вернадский) жизни — до крайних пределов биосферы. Размножением обусловливаются давление жизни и плотность жизни.

Плотность жизни зависит от размеров организмов и необходимой для их жизни площади. Для ряски и водоросли хлореллы она определяется площадью, равной их размерам. Слону требуется площадь 30 $км^2$, пчеле для сбора меда — 200 $м^2$, травянистым растениям в среднем 30 $см^2$ почвы. Напор жизни создает борьбу организмов за площадь, пищу, воздух, воду. В процессе естественного отбора и приспособленности на одной площади сосредоточивается большое количество организмов с наибольшей плотностью жизни.

Особенность каждого живого организма и всей биомассы состоит в постоянном обмене веществ с окружающей средой. Различные элементы входят в живой организм, накапливаются в нем и выходят из него, частично при жизни и частично после смерти. Это главным образом O, H, C, N, Ca, P, K, Si и другие — более 20 элементов. Вместе с продуктами питания и дыхания происходит накопление энергии и передача ее другим организмам по цепи питания и путем размножения. Особенное значение в биосфере имеет выделение O_2 и поглощение CO_2 при фотосинтезе зеленых растений.

В биосфере растительная масса во много раз превышает животную. В целом биомасса составляет лишь около 0,01% массы всей биосферы, но роль ее на планете грандиозна. Среди различных биогеоценозов особое место в биосфере по насыщенности разнообразными организмами и стойкости занимают леса, почва и Мировой океан.

Рис. 135.
Распространение биомассы на поверхности суши.

Биомасса поверхности суши. На суше Земли, начиная от полюсов к экватору, биомасса постепенно увеличивается (рис. 135). Вместе с тем возрастает и количество видов растений. Тундра с лишайниками и мхами (включающая до 500 видов) сменяется хвойными и широколиственными лесами, затем степями (до 2000 видов) и субтропической растительностью (свыше 3000 видов). Наибольшее сгущение и многообразие растений имеет место во влажных тропических лесах (свыше 8000 видов). Высота деревьев достигает 110—120 *м.* Растения растут в несколько ярусов, эпифиты покрывают деревья. Количество и разнообразие видов животных зависят от растительной массы и тоже увеличиваются к экватору. В лесах животные расселены в различных ярусах. Наивысшей плотности жизнь достигает при большом разнообразии строения организмов, т. е. при различной приспособленности к условиям совместного существования. Поэтому наибольшая плотность жизни осуществляется в биогеоценозах, где организмы связаны цепями питания. Цепи питания, переплетаясь, образуют сложную сеть передачи химических элементов и энергии. Между организмами идет жесточайшее состязание за обладание пространством, пищей, светом, кислородом (стр. 31).

Биомасса почвы. Своеобразные биоценозы почв покрывают почти всю поверхность суши. Почва не только среда, необходимая для жизни растений, но и биогеоценоз с разнообразными мельчайшими живыми организмами. Почва — рыхлый поверхностный слой земной коры, изменяемый атмосферой и организмами и постоянно пополняемый органическими остатками. Образование живого органического вещества происходит на земной поверхности; разложение органических веществ, их минерализация осуществляются главным образом в почве. Почва образовалась под воздействием организмов и физико-химических факторов. Мощность почвы наряду с поверхностной биомассой и под влиянием ее увеличивается от полюсов к экватору. В северных ши-

ротах особое значение имеет перегной, мощность которого в подзолистых почвах 5—10 *см*, а в черноземных — 1—1,5 *м*. Корни деревьев, кустарников, травянистых растений расположены в почве и в нижележащих слоях подпочвы ярусами. Между растениями в почве также идет состязание за площадь, воду, минеральные соли и воздух. На разной глубине находятся норы кротов, сусликов, сурков и других животных, ходы червей, скопления насекомых и их личинок, долбящих, роющих, сверлящих почву. В разных почвах существуют свои биоценозы, невидимые с поверхности Земли. Отдельные особи проявляют совсем незаметную деятельность, но в массе все они производят огромную работу. По наблюдению Ч. Дарвина, дождевые черви, пропуская почву через кишечник, выносят ее на поверхность, ежегодно образуя слой 0,5 *см*, массой 25 *т* на 1 *га*.

Почва плотно заселена живыми организмами. Биомасса одних дождевых червей в суглинистых почвах достигает 2,5 млн. особей, или 1,2 *т* на 1 *га*. Количество бактерий в 1 *г* почвы измеряется сотнями миллионов. Вода от дождей, тающих снегов обогащает ее кислородом и растворяет минеральные соли. Часть растворов удерживается в почве, часть выносится в реки и океан. Почва испаряет поднимающуюся по капиллярам грунтовую воду. Происходит движение растворов и выпадение солей в разных почвенных горизонтах.

В почве происходит и газообмен. Ночью при охлаждении и сжатии газов в нее проникает некоторое количество воздуха. Кислород воздуха поглощается животными и растениями и входит в состав химических соединений. Проникший с воздухом азот улавливается некоторыми бактериями. Днем при нагревании почвы выделяются газы: углекислый, сероводород, аммиак. Все процессы, происходящие в почве, входят в круговорот веществ биосферы.

Биомасса Мирового океана. Гидросфера Земли, или Мировой океан, занимает более $^2/_3$ поверхности планеты. Объем воды в Мировом океане в 15 раз больше возвышающейся над уровнем моря суши.

Вода обладает особыми свойствами, важными для жизни организмов. Ее высокая теплоемкость делает более равномерной температуру океанов и морей, смягчая крайние изменения температуры зимой и летом. Теплопроводность воды больше теплопроводности воздуха в 20 раз. Океан замерзает только у полюсов, но и подо льдом существуют живые организмы.

Вода — хороший растворитель. В состав воды океана входят минеральные соли, содержащие около 60 химических элементов. И, что особенно важно для жизни растений и животных, в ней растворяются поступающие из воздуха O_2 и CO_2. Водные животные выделяют при дыхании CO_2, а водоросли при фотосинтезе обогащают воду O_2.

Физические свойства и химический состав вод океана весьма постоянны и создают среду, благоприятную для жизни. Фотосинтез водорослей происходит главным образом в верхнем слое воды — до 100 *м*. Поверхность океана в этой толще заполнена микроскопическими одноклеточными водорослями.

На океан приходится около $^1/_3$ фотосинтеза, происходящего на всей планете. Водоросли поверхностного слоя океана — трансформаторы световой энергии, превращающие ее в химическую.

Взвешенные в воде одноклеточные водоросли и мельчайшие животные образуют *планктон* (греч. «планктос» — блуждающий). Масса водорослей служит кормом большого количества таких животных, как инфузории, мелкие рачки, лучевики и т. д. Здесь же откармливаются личинки животных.

Планктон имеет преимущественное значение в питании животного мира океана. Водорослями питаются веслоногие рачки. Рачков поедают сельди и другие рыбы. Сельди идут в пищу хищным рыбам и чайкам. Планктоном питаются и мальки трески. Вырастая, треска сначала употребляет в пищу ракообразных, моллюсков, червей, а затем кильку, сельдь и других рыб. Исключительно планктоном питаются усатые киты.

В океане, кроме планктона и свободноплавающих животных, много организмов, прикрепленных ко дну и ползающих по нему. Население дна носит название *бентоса* (греч. «бентос» — глубинный). Крупные водоросли растут у берегов океанов и морей на разной глубине: зеленые — до 50—100 *м*; бурые — фукусы, ламинарии — до 100—150 *м*; красные — порфира, кораллина и др. — до 200 *м*. Многие из них имеют большие размеры: ламинарии — 4 *м*, макроцистис — до 300 *м*. Заросли водорослей полны всевозможными животными. Разнообразие видов водорослей увеличивается от полюсов к экватору. В океане наблюдаются сгущения организмов: планктонное, прибрежное, донное. Своеобразное сгущение плавающих крупных водорослей с воздушными пузырями (исп. «сарга» — виноград) образует Саргассово море и занимает в Атлантическом океане площадь, почти равную площади Австралии.

К живым сгущениям относятся и колонии кораллов, образующие рифы и острова. Однако такими сгущениями занято около 2% водной массы океана. В основном в океане биомасса рассеяна. В громадной толще воды плавают рыбы, морские млекопитающие, кальмары.

Во всей толще воды и особенно на дне океана распространены бактерии, превращающие органические остатки в неорганические вещества.

Отмершие организмы медленно осаждаются на дно океана. Многие из них покрыты кремневыми или известковыми оболочками, а также известковыми раковинами. На дне океана они образуют осадочные породы. Так, на месте моря, покрывавшего 100 млн. лет назад Центральную Европу, находят в земле известняки, мел. В мелу можно рассмотреть микроскопические раковины древнейших животных (корненожки и др.).

В среднем биомасса на Земле, по современным данным, составляет примерно $2{,}423 \cdot 10^{12}$ *т*, при этом масса зеленых растений суши — 97%, животных и микроорганизмов — 3%.

В Мировом океане живой биомассы в 1000 раз меньше, чем на суше. Использование солнечной энергии на площади океана — 0,04%, на суше — 0,1%. Океан не так богат жизнью, как недавно еще предполагали.

В настоящее время в ряде стран решается проблема добычи из океана пресной воды, металлов и более полного использования его пищевых ресурсов с охраной наиболее ценных животных.

Гидросфера оказывает мощное влияние на всю биосферу. Суточные и сезонные колебания нагревания поверхности суши и океана вызывают циркуляцию тепла и влаги в атмосфере и влияют на климат и круговороты веществ во всей биосфере.

? 1. Что такое биосфера? 2. Охарактеризуйте плотность жизни на примере одного из биоценозов. 3. Каковы основные свойства биомассы? 4. Как протекает жизнь в почве? 5. Составьте схему цепи питания организмов в океане. 6. Охарактеризуйте биомассу океана.

84. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЕ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ

Круговорот веществ. Живой организм в природе всегда находится во взаимосвязи с животными и растительными организмами, а также с окружающими его физико-химическими условиями. Во всяком биогеоценозе эти взаимоотношения очень сложны и противоречивы. Животные и растения связаны цепями питания друг с другом и постоянным обменом веществ с окружающей неживой природой (свет, вода, тепло, воздух, химические элементы). Тем самым они включаются в круговороты веществ, происходящие в каждом биогеоценозе и во всей биосфере.

В биосфере все время совершаются круговороты воды и всех элементов, входящих в состав живых организмов. Процесс этот длится десятки миллионов лет. «На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом» (Вернадский).

Роль микроорганизмов в биосфере. Распространенность микроорганизмов в атмосфере, литосфере и гидросфере, быстрота их размножения и жизнедеятельность, влияющие на круговорот веществ, играют колоссальную роль в биосфере.

Споры некоторых бактерий сохраняют жизнеспособность при температуре — 253°С и 120°С. Маленькие и легкие микроорганизмы и споры заносятся за пределы тропосферы. Распространение бактерий обусловлено быстротой их размножения. Грамм бактерий содержит свыше 600 млрд. особей. Потомство одной бактерии при наличии питательных веществ и беспрепятственном размножении за 5 суток заполнило бы Мировой океан. Микроорганизмы в силу своей способности к быстрому размножению обладают громадной генетической изменчивостью и приспособляемостью.

По роду питания и использования энергии различают следующие бактерии: *хемосинтезирующие,* использующие энергию химических соединений (железобактерии, серобактерии, азотобактерии и др.); *бактерии-сапрофиты,* пищей которых служат органические вещества (молочнокислые, маслянокислые, уксуснокислые, гнилостные и др.); *бактерии-паразиты,* питающиеся за счет живых организмов (болезнетворные — туберкулеза, чумы, холеры, тифа и др.). Узкая «специализация» жизнедеятельности бактерий приводит к смене одних бактерий другими. Молочнокислые бактерии, окисляя молочный сахар, погибают в созданной ими среде молочной кислоты, но в ней поселяются маслянокислые бактерии. В почве гнилостные бактерии разлагают органические остатки, выделяя аммиак, который другие бактерии превращают в азотистую, а затем в азотную кислоту.

Наряду с накоплением в почве соединений азота нитрифицирующими (аэробными) и другими бактериями в ней происходит и обратный процесс выделения аммиака в воздух денитрифицирующими (анаэробными) бактериями.

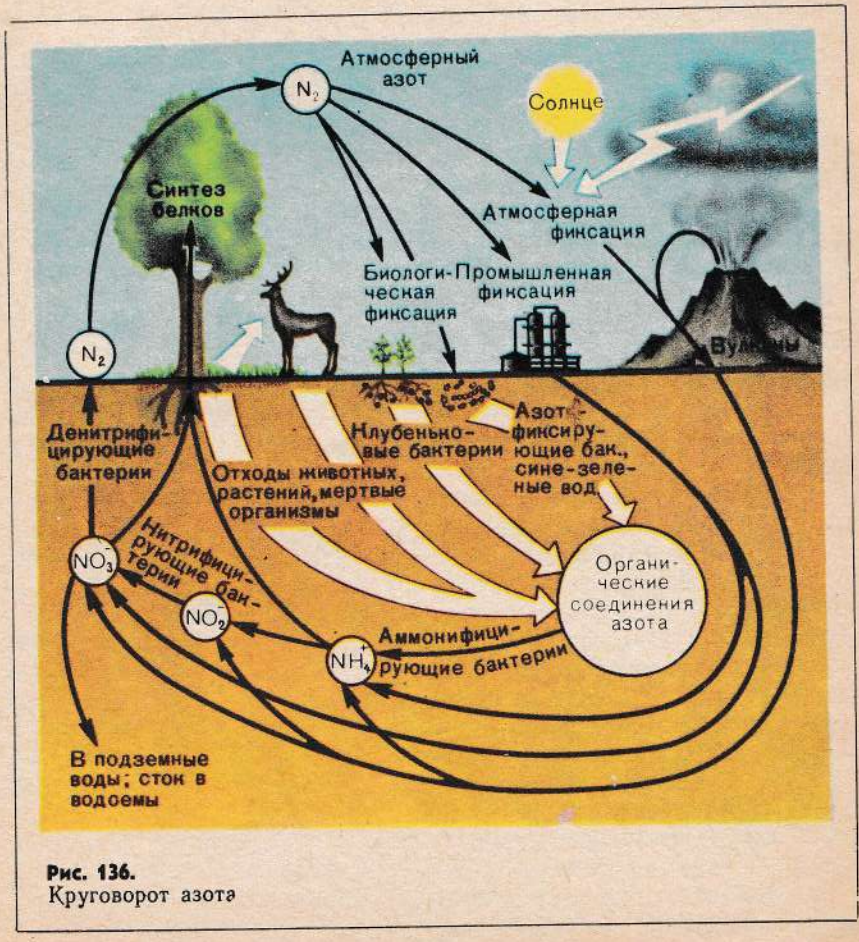


Рис. 136.
Круговорот азота

Л. Пастер назвал бактерии «великими могильщиками природы». Ежеминутно умирают миллионы организмов. Разложение при гниении мертвых тел растений и животных — величайший процесс в биосфере, вновь превращающий сложные органические соединения в минеральные. При гниении выделяется в атмосферу большое количество CO_2 и H_2S. Если зеленые растения являются производителями органического вещества, животные — его потребителями, то микроорганизмы в основном его разрушителями. Микроорганизмы принимают участие в геохимических процессах и круговоротах веществ в биосфере.

Биогенная миграция атомов. Освобожденные при гниении микроорганизмами элементы, поступая в почву и атмосферу, снова включаются в круговорот веществ биосферы, захватываются живыми организмами.

В круговороте элементов биосферы в состав живых организмов входят одни и те же элементы (C, N, H, O, S). Из неживой природы они переходят в состав растений, из растений — в животных и человека. Атомы переходят из организма в организм и удерживаются в круге жизни сотни миллионов лет, что подтверждают последние данные об изотопах. В состав органических соединений входят определенные изотопы элементов. Из трех изотопов водорода ^1H, ^2H, ^3H активным будет первый, вступивший в реакцию в 6 раз быстрее, чем второй. В природе существуют три изотопа кислорода: ^{16}O, ^{17}O, ^{18}O. Кислород ^{16}O, наиболее легкий, связан с водой и фотосинтезом. Известно, что в состав органических веществ входит ^{12}C, тогда как в неорганических процессах участвует ^{13}C. В биосфере совершается постоянный круговорот активных элементов, переходящих из организма в организм, в неживую природу и снова в организм. Это *биогенная миграция*, отличающаяся от происходящих на Земле физико-химических перемещений в водной среде (растворение элементов, передвижение растворов в почвенных, грунтовых и поверхностных водах) и атмосфере (передвижение газообразных соединений и паров воды).

Для биогенной миграции характерна аккумуляция, концентрация элементов в живых организмах. Аккумуляции противостоит процесс минерализации в результате разложения мертвых организмов. В каждом биогеоценозе можно наблюдать биологический круговорот элементов — аккумуляцию и минерализацию их. Образование живого вещества преобладает над минерализацией на поверхности суши и в верхних горизонтах моря при наличии зеленых растений. Растительный покров земного шара извлекает из углекислого газа атмосферы и гидросферы углерод. Минерализация преобладает в почве и в глубинах моря. Перенос химических элементов производится дальними миграциями птиц, рыб и насекомых. Сложная цепь взаимоотношений растений и животных, передающих друг другу необходимые для жизни элементы, видна во всех биогеоценозах (см. § 80, 81).

Биогенная миграция вызывается тремя процессами жизни: обменом веществ в организмах, ростом и размножением их.

Различают два рода биогенной миграции атомов: первый производят микроорганизмы и второй — многоклеточные организмы. Миграция атомов первого рода превышает миграцию второго, так как микроорганизмы размножаются значительно быстрее многоклеточных организмов. Человечество овладело миграцией атомов третьего рода, идущей под влиянием его деятельности.

Биосфера и превращение энергии. Живое вещество Земли не только зависит от условий жизни, но и само охватывает и перестраивает все химические процессы биосферы, в которой одновременно происходят поступление и потеря энергии. Энергетический баланс Земли слагается из различных источников. Главнейшие из них — солнечная и радиоактивная энергия. В ходе эволюции Земли радиоактивное вещество распадалось, и 3 млрд. лет назад радиоактивного тепла было в 18 раз больше. Тепло лучей Солнца, падающее на Землю, теперь значительно превосходит внутреннее тепло от радиоактивного распада.

Главнейшую роль в жизни на Земле играет непрерывно поступающий поток энергии Солнца: $10{,}5 \cdot 10^{20}$ *кдж*/год ($2{,}5 \cdot 10^{20}$ *ккал*/год), 42% солнечной энергии отражается Землей в мировое пространство, 58% поглощается атмосферой и почвой. Из этого количества Землей излучается более 20%, а 10% расходуется на испарение воды с поверхности Мирового океана. Падающая на Землю солнечная энергия аккумулируется зелеными растениями и поступает с ним в другие организмы.

Зеленые растения земного шара образуют в год около 100 млрд. *т* органических веществ, содержащих около $1800 \cdot 10^{15}$ *кдж* ($450 \cdot 10^{15}$ *ккал*) энергии. При этом они поглощают около 170 млрд. *т* CO_2, выделяют около 115 млрд. *т* O_2 и испаряют $16 \cdot 10^{12}$ *т* воды [1]. Солнце, его световые лучи — источник энергии на Земле, которая трансформируется в процессе фотосинтеза растениями, образующими органические вещества и освобождающими кислород. Образование органических веществ — эндотермический процесс, окисление их — экзотермический. Наряду с фотосинтезом в зеленых растениях на Земле происходит почти равное ему по масштабу окисление органических веществ в процессах дыхания, брожения и гниения с выделением тепла, H_2O и CO_2. Частично солнечная энергия консервировалась в земной коре в остатках организмов: в каменном угле, нефти, сапропеле (иле) и торфе.

Солнечная энергия возбуждает на Земле грандиозные по своим масштабам климатические, геологические и биологические процессы. Под влиянием биосферы она преобразуется в различные формы энергии, вызывающие огромные по размерам и скорости превращения, миграции и круговороты веществ, увеличение и распространение биомассы. Грандиозность и взаимосвязанность круговорота веществ на планете Земля очевидна из следу-

[1] Приводимые в этой главе цифры примерные, так как научные исследования приносят все новые и новые данные.

ющего расчета. Без фотосинтеза растений в течение 100 лет содержание CO_2 в воздухе значительно увеличилось бы, что привело бы к гибели людей и животных.

В биосфере в течение более 2 млрд. лет идут изменения. Мощность биосферы расширяется, проникая в новые, ранее безжизненные области планеты. Биосфера охватывает весь земной шар. В нее входят все различные экосистемы (биогеоценозы).

Биосфера — грандиозная система всего живого вещества и круговоротов химических элементов на Земле, но система открытая, так как в нее извне постоянно вливается поток солнечной энергии.

? **1. Начертите по выбору схему круговорота в биосфере H_2O, CO_2 или O_2, пользуясь учебником химии. 2. Как происходит биогенная миграция атомов в биосфере? 3. Расскажите о поступлении энергии в биосферу.**

85. БИОСФЕРА И ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Вместе с эволюцией органического мира шло образование биосферы, расширение ее границ, изменение состава, ускорение биогенной миграции атомов.

Живые организмы с начала своего появления в процессе жизнедеятельности стали изменять окружающую среду.

В результате жизнедеятельности хемосинтезирующих бактерий более 3 млрд. лет назад началось отложение некоторых марганцевых и железных руд, фосфоритов, серы. Первые микроорганизмы — пурпурные и зеленые бактерии, а затем сине-зеленые водоросли стали усваивать CO_2 и выделять O_2. Уменьшение в атмосфере CO_2 и обогащение ее O_2 можно считать началом развития биосферы.

Образование озонового экрана создало защиту от ультрафиолетовых излучений Солнца, губительных для живого вещества, и позволило ему из воды распространиться на сушу.

В течение длительного времени зеленое живое вещество поглотило из атмосферы громадное количество CO_2, которого в древнейшее время было в сотни раз больше, чем теперь. В водной среде только при наличии бактерий и водорослей мог появиться зоопланктон. Известковые скелеты беспозвоночных — корненожек, кораллов, моллюсков — образовали осадочные породы (мел, известняк). Из отмирающих сине-зеленых и красных водорослей отлагался кальций. Из некоторых водорослей и губок осаждался кремнезем. Каменный уголь образовался из растительных остатков, нефть — из планктона древних морей и других водоемов.

Колоссальная размножаемость организмов увеличивала биомассу, которая распространялась по лику Земли, заполняя образуемую ею же биосферу. На Земле в разных средах в процессе эволюции образовывались самые различные биогеоценозы, находящиеся в постоянном взаимодействии друг с другом. Организмам для существования были необходимы определенные условия

внешней среды, которую они в процессе обмена веществ постоянно изменяли. При этом увеличивалась биогенная миграция химических элементов биосферы. Живое вещество осуществляет обмен газов, концентрирует рассеянные элементы, способствует окислительным и восстановительным реакциям. Биохимическая работа живого вещества в процессе биологической эволюции обусловила эволюцию биосферы.

В процессе эволюции живые организмы постепенно обособлялись от непосредственной зависимости от среды. Первые организмы (бактерии, водоросли) были погружены в питательную среду.

Постепенно появились многоклеточные организмы, менее зависимые от изменения внешней среды и имеющие свою внутреннюю среду. Эти многоклеточные организмы обладают системами органов, регулирующими жизненные процессы: питание и пищеварение, газообмен и циркуляцию питательных веществ. Нервная система устанавливает контакт организма с внешней средой. Именно развитие нервной системы, мозга животных способствовало ориентации, передвижению в пространстве и поведению. По мере эволюции возрастала скорость передачи (миграции) вещества и энергии в живой природе, в образовавшихся биогеоценозах. Человечество созданной его мозгом техникой в геологически ничтожное время увеличило биогенную миграцию элементов до предела.

Величие жизни становится понятнее, когда представляешь всю ее совокупность, все проявление ее на планете Земля. Знание биосферы необходимо не только для обобщения всего изученного по биологии, но и для широкого материалистического мировоззрения и понимания роли человека на Земле.

? **1. Как в процессе эволюции усложнялось строение растительных и животных организмов? 2. Как возникла и развивалась биосфера?**

86. РОЛЬ ЧЕЛОВЕКА В БИОСФЕРЕ

Ноосфера. Человечество — часть биомассы биосферы — долгое время находилось в непосредственной зависимости от окружающей природы. С развитием мозга человек сам становится мощным фактором дальнейшей эволюции на Земле. Овладение человеком различными формами энергии — механической, электрической и атомной — способствовало значительному изменению земной коры и биогенной миграции атомов. Использование каменных орудий длилось сотни тысяч лет, а от каменного до атомного века прошло лишь несколько тысячелетий. За время своего существования человечество добыло каменного угля около 50 млрд. *т*, железа — 2 млрд. *т* и миллионы тонн других металлов. Все большее и большее количество элементов вводится в миграцию атомов биосферы деятельностью человека. Особенно это проявляется во время войны, когда каждый год ведения вой-

ны требует десятков миллионов тонн железа, стали, цемента, нефти, сотен миллионов тонн угля и др.

Человек оказал непосредственное влияние на природу созданием каналов, водохранилищ, изменением русла рек и т. д. Эти новообразования повлияли на климат.

Деятельность человечества сказывается и на изменении состава атмосферы, рек и океана. Зеленый покров Земли и количество животных уменьшается. Человечество овладело громадной энергией и техникой, что привело не только к улучшению жизни, но и к отрицательным последствиям. Человечество стало главнейшей силой, изменяющей процессы в биосфере. Акад. В. И. Вернадский в учении о биосфере полагает, что в настоящее время человечество должно создать новую оболочку Земли — ноосферу («разумная оболочка» Земли). Человечество представляет сравнительно небольшую массу в биосфере, но деятельность его грандиозна. Человек уже вышел за пределы биосферы, его космические корабли достигли Луны и Венеры.

Последствия нарушения природных закономерностей. Всемирная история свидетельствует о том, что человечество не всегда разумно использовало находящиеся в его распоряжении виды энергии. Оно вело опустошительные войны, неправильно и порой преступно относилось к природе. Не зная многих закономерностей природы, нарушая их, человек часто не представляет губительных последствий своей «победы» над природой. «Не будем, однако, слишком обольщаться нашими победами над природой. За каждую такую победу она нам мстит» (Ф. Энгельс).

Многие государства древнего мира потеряли свое могущество, а иные (Хорезм, страны Сирии, Северной Африки) совсем исчезли в результате хищнического отношения к почве. Истощение почв превращает страну в пустыню. Истребление лесов вызывает иссушение, распыление и эрозию почв. Лес задерживает ветры и испарением воды смягчает климат. Вместе с тем лес замедляет таяние снега, и талая вода постепенно увлажняет поля, восполняет грунтовые воды. Вследствие этого в реках сохраняется постоянный уровень воды и весной не бывает наводнений. Особенно нужны леса в горах. Переплетенные корни деревьев предохраняют почву от размыва, задерживают потоки, препятствуют образованию оврагов.

Истребление лесов привело к тому, что, например, во Франции в XVIII в. было 17 млн. *га* леса, в XIX в. осталось 8 млн. *га*. Сжигающий поля ветер сирокко распространился в Италии в результате уничтожения лесов в Апеннинах. Последствия истребления лесов — наводнения, сели (грязевые потоки с гор), эрозия, смыв почвы и иссушение ее — сказываются во всех странах.

Односторонне осуществляемые изменения в природе приводят к отрицательным последствиям. Устройство водоемов повышает уровень грунтовых вод и вызывает гибель окружающих лесов. Осушение болот ведет к обмелению рек и засыханию лесов. Приведенные примеры и наблюдаемые факты говорят о необходимости охраны и возобновления лесов.

Наряду с этим требуется охрана чистоты вод. Промышленные предприятия, используя воду, иногда спускают в реки и озера отходы, ядовитые и вредные для животных и здоровья человека. По этой причине во многих водоемах не могут жить рыбы, растения и животные. При устройстве плотин на реках часто не учитывают того, что уже миллионы лет против течения рек идут к их истокам стаи ценных видов рыб для нереста. В результате прекращается воспроизводство рыбы.

Заводы, фабрики, автомобили, самолеты задымляют атмосферу, поглощают большое количество O_2 и выделяют вредные газы. При использовании атомной энергии в биосферу попадают радиоактивные излучения. Казалось бы, атмосфера громадна и вредные газы в ней растворяются. На самом деле они скапливаются в городах, переносятся в другие места и отравляют людей, животных, растения.

Урбанизация и добыча полезных ископаемых сокращают площадь лугов и лесов, восстанавливающих соотношение O_2 и CO_2 в воздухе. Отходы производств вводят в миграцию вредные соединения, отравляя воздух, воду, почву. Загрязненные воды рек, впадая в море, отравляют животный мир. Тонкая пленка нефти от транспорта, покрывающая поверхность океана, вызывает гибель планктона, и тем нарушается газообмен с атмосферой — меньше в нее поступает кислорода. Промышленные отвалы (шлаки, золы и т. п.) и отвалы земли при добыче полезных ископаемых занимают территорию в несколько миллионов гектаров. Такие площади нуждаются в восстановлении — посеве на них сельскохозяйственных культур, посадки садов или лесов. Все пустующие места на Земле должны быть зелеными — дерн трав предохраняет почву от эрозии, корни деревьев в горах сдерживают обвалы, и листья всех растений обогащают воздух кислородом и уменьшают шум.

Испытание атомных бомб и безответственное отношение к отходам производств, основанных на атомной энергии, приводят к повышенной радиоактивности воздуха, вод и почв. Радиоактивность передается цепью питания как в океане, так и на суше. Радиоактивность в первую очередь поражает планктон и животных обитателей дна, от планктона по цепи питания передается ряду рыб. Рыбоядные птицы переносят радиоактивность на сушу. При гниении отбросов она передается бактериям. Накопление радиоактивных веществ в костном мозге приводит к белокровию, раковым заболеваниям. Чрезмерно повышенная радиоактивность воздуха, воды и почв и аккумуляция ее в различных живых организмах могут привести к массовому появлению нежизнеспособных, больных особей и к уродствам среди растений, животных и людей, многие уродства передаются по наследству.

По цепям питания происходит и отравление человека ядовитыми веществами. Яды, попадая на ягоды, овощи, с травой в мясо и молоко рогатого скота, накапливаются в организме человека, вызывая заболевания. На каждом шагу можно встретить и

вредные проявления миграции ядовитых веществ через цепи питания организмов.

Охрана природы. В настоящее время во всем мире возникла крайняя необходимость наладить разумное развитие производств, потребление энергии и использование природных богатств, не нарушая закономерностей, существующих в биосфере. Нужна охрана чистоты воздуха, воды, почвы, живой природы на основе биологических знаний. Санитарная охрана биосферы стала важнейшей проблемой всего человечества.

Верховный Совет СССР 20 сентября 1972 г. принял постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов», в котором отмечается громадное значение проблемы охраны природы.

«Рациональное использование, сохранение и воспроизводство природных ресурсов, бережное отношение к природе — составная часть программы строительства коммунизма в СССР». «Наш долг — сохранить и умножить для поколений, которые будут жить в коммунистическом обществе, все богатства и красоту природы». Каждый гражданин СССР, каждый школьник должен быть убежден в необходимости сохранять, восстанавливать и расширять зеленые пространства, обогащающие кислородом воздух. Охранять и способствовать размножению животных. Промышленные предприятия обязываются устанавливать очистные установки для сбрасываемых вод, дымоуловители и использование отбросов. Сейчас стоит задача создать в каждом производстве замкнутую систему (в частности, циркуляции воды) с использованием всех отходов, с тем, чтобы вредные вещества не вводились в биологический круговорот.

Учреждения обязаны при планировании строительства, проведения мелиоративных мероприятий, добычи ископаемых, лесозаготовках учитывать баланс природных ресурсов и возможные последствия нарушения равновесия природных явлений.

Последствия нарушений природных явлений: загрязнение атмосферы, рек и океана, включение в цепи питания ядовитых веществ, хищнический лов животных океана, усиление радиоактивности — переходят границы отдельных государств и требуют международных усилий в охране не только отдельных экосистем — лесов, водоемов, болот и т. п., но всей биосферы в целом и тем самым атмосферы и гидросферы.

Все государства испытывают беспокойство от загрязнения биосферы и за дальнейшее существование человечества.

В 1971 г. ЮНЕСКО (Организация Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры), в состав которой входит и СССР, приняла Международную биологическую программу «Человек и биосфера», изучающую изменения биосферы и ее ресурсов под воздействием человека. В июле 1975 г. в г. Хельсинки (Финляндия) проходило Совещание по безопасности и сотрудничеству в Европе, в котором участвовали главы 33 государств Европы (в том числе и СССР), а также США и Канады. В «Заключительном Акте» этого Совещания много внимания

уделено охране окружающей среды, рациональному использованию природных ресурсов. Подчеркивается, что эти важные для судеб человечества проблемы могут быть решены только путем тесного международного сотрудничества.

Возникли новые науки: геогигиена, биоэкономика, охрана природы на основе экономики, или природопользование. Но еще много проблем гигиены Земли предстоит решить.

Неиссякаемыми кажутся воспроизводящие силы природы, но им необходимо разумное содействие человека, вооруженного знанием биологических закономерностей. Только при этом условии природные богатства будут приумножаться.

? **1. Что такое ноосфера? 2. Приведите примеры геологических изменений, производимых человеком на Земле. 3. К каким последствиям приводит истребление лесов? 4. Каковы перспективы охраны и воспроизводства природы? 5. В чем связь охраны природы с экологией?**

87. БИОЛОГИЯ И ЧЕЛОВЕЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Научно-технический прогресс привел к грандиозным достижениям в производстве, строительстве, но в то же время вызвал большие нарушения в биосфере, вредные для человечества. В настоящее время развитие научной мысли идет в направлении согласования техники с природными закономерностями и к прямому подражанию природе.

Бионика. В связи с этим в последние годы появился большой интерес к биологии у представителей точных наук: математики, физики, химии, геологии, радиологии, кибернетики и др. Возникли новые науки: биофизика, биохимия, биогеохимия, радиобиология, космическая биология, бионика. Получило всеобщее признание положение о том, что в природе за длительную эволюцию выработались в организмах такие совершенные механизмы и приспособления, которые для техники являются пока еще недостижимым идеалом. Наука *бионика* (греч. «бион» — элемент жизни) открывает в живых организмах интересные образцы для изучения и подражания при конструировании технических аппаратов. Бионика — наука, изучающая возможности применения в технике принципов организации и функций живых организмов. За миллионы лет до современных изобретений в природе существовали организмы, движение которых основывалось на принципах ракетного передвижения (каракатицы) и локации (полет летучих мышей в темноте, распознавание дельфинами косяков рыб на расстоянии 3 *км*). Инженеры вместе с биологами уже создали много аппаратов на основе принципов строения органов животных.

По принципу строения ушей тюленя создан гидрофон для улавливания звуков под водой; фасеточное строение глаза жука натолкнуло на конструкцию спидометра и т. д. Ученых-бионików интересует, как птицы ориентируются при дальних перелетах (буревестник пролетает от острова Тристан-да-Кунья до Гренландии, т. е. 10 000 *км*, бекас — из Японии в Австралию —

5000 *км*). Рыбы при миграции проплывают большие расстояния (сельдь — 1500 *км*, угорь — Атлантический океан и Северное море).

Внимание авиаконструкторов привлекают легкость, конструктивность мускульного летательного аппарата птиц и насекомых, обеспечивающие минимум затраты энергии. Пчелы делают крыльями от 180 до 280 взмахов в секунду. Некоторые мелкие птицы перелетают Сахару за 30 *ч*, делая 5 взмахов в секунду. С большой скоростью передвигаются и другие животные: в час лев пробегает 80 *км*, лось — 72, страус — 90, гепард — 110, тунец проплывает 180.

Поразительны «безаварийность», легкость и точность посадки в гнездо и взлета любой птицы. Несравнимы быстрота и бесшумность погружения и поднятия к поверхности рыбы по сравнению с подводной лодкой. Интересна эластичность кожи дельфина, преодолевающая тормозящее движение воды.

Легкость, экономичность в материале и прочность стеблей, листьев, корней растений повлияли на строительные конструкции. Даже тургор клеток растений навел на мысль о создании надувных перекрытий павильонов и временных мачт.

Исследования в области бионики имеют большое значение не только для техники, но и для биологии, поскольку позволяют понять более точно механизм функций тех или иных органов животных и растений.

Искусственные биосистемы обмена веществ. Для жизни людей в предельных условиях биосферы (на Крайнем Севере, в Антарктике, на скалистых островах), где отсутствует почва и нет возможности получать свежие витаминные растения, потребовались особые способы их выращивания. За основу взята водная культура растений, но автоматически обеспечиваемая необходимыми условиями. Система выращивания растений без почвы получила название *гидропоники* (греч. «гидро» — вода, «поника» — работа). Бетонированные резервуары загружают шлаком или гравием, куда и высаживают растения. Резервуары периодически заполняют раствором минеральных солей, и корни аэрируют. Зимой освещают лампами дневного света и поддерживают постоянную температуру, воздух насыщают повышенным (до 2%) количеством CO_2. Все эти условия создаются автоматически. Гидропоника освобождает от трудоемких работ с почвой и позволяет организовать производство растительных продуктов по фабричному типу. Особенное значение приобретают искусственные биосистемы, обеспечивающие обмен веществ и получение большого количества растительной массы определенного состава при выращивании одноклеточных водорослей.

Дальнейшее улучшение биосферы. Назрела потребность перевода сельскохозяйственного производства на биогеоценотическую основу. При посадке полезащитных полос оказалось необходимым создавать биоценоз, подсаживать кустарники для гнездовья и корма птиц, без которых деревья уничтожались вредителями. Борьба с вредителями путем биологического метода (насекомыми, птицами) более целесообразна и безвредна, чем применение химических средств.

Особое значение в устойчивости биопродукции имеет создание агробиоценозов — возделывание многообразных культур с плодосеменным севооборотом, использование органических удобрений, сочетание полеводства, луговодства, лесных массивов или полос. Такая система обеспечивает сохранение плодородия почв.

Главным является воспроизводство природных ресурсов и не только в сельском хозяйстве, но и диких животных в лесах и степях, в реках и океанах.

Хищническое истребление рыбы во время нереста, массовое вылавливание мальков, отстрел птиц и пушных зверей в период воспитания потомства приводят к катастрофическому уменьшению природных богатств.

В настоящее время на основе изучения экологии пищевых цепей изменено отношение к животным-хищникам. Их роль можно представить в такой схеме. Истребление хищных птиц приводит к размножению змей, которые уничтожают лягушек, поедающих саранчу. Саранча, размножаясь, уничтожает посевы. Волки ловят слабых и больных особей, предотвращая этим эпидемические заболевания оленей и других животных. Совы, лисицы, волки, выдры и другие хищники выполняют своего рода санитарную службу в природе.

Намечается культивирование водорослей и животных на морских плантациях.

Большое значение имеют исследования глубин океана и возможностей жизни человека под водой. Исследование морских глубин проводится в СССР и во многих странах мира. Пребывание человека на дне моря дает возможность культивировать водоросли, животных, добывать полезные ископаемые.

В настоящее время в СССР и других социалистических странах стоит проблема сохранения и всемерного улучшения жизни человека. В связи с этим исключительное значение приобретает дальнейшее развитие науки о жизни — биологии. Главнейшая задача биологии — обеспечить питанием человечество, которое к 2000 г. увеличится примерно вдвое.

Возникает необходимость создания высокопродуктивных экологических систем, поддерживаемых человеком, а также устойчивых насаждений (биоценозов), защищающих посевные площади от ветров, засухи, песков, ливней, селей, эрозии почв и т. п. Вместе с тем нужно вести борьбу с хищническим использованием природных ресурсов. Сохраняемые в заповедниках дикие животные и растения важны как генофонд для селекции. Для сохранения в неприкосновенности ландшафтов с интересными биоценозами, редкими растениями и вымирающими животными созданы заповедники и заказники. Первые заповедники в СССР были созданы по указанию В. И. Ленина, придававшего большое значение охране природы.

Управление наследственностью позволит получить сорта высокопродуктивных животных и высокоурожайных растений.

Интродукция, акклиматизация и селекция все более и более мобилизуют растительные и животные ресурсы всего мира.

Много проблем касается гигиены жизни человека и медицины. В связи с открытиями последних лет в области генетики получила особенное развитие селекция микроорганизмов, необходимых для организации фабричного производства антибиотиков, витаминов, стимуляторов роста, питательных продуктов. Изучение строения, обмена веществ и наследственных основ клетки помогает решать вопросы предотвращения многих заболеваний. Человек при полноценном питании, нормальных условиях жизни и труда приобретает здоровье и долголетие.

Биология оказывает влияние на технику, которая на основе изучения живых организмов создаст экономичные и бесшумные механизмы, не раздражающие нервную систему человека.

Особенное значение имеет исключение вредных отходов промышленности из круговорота веществ.

Создание управляемого круговорота веществ в замкнутом пространстве позволит осуществить длительные полеты человека в космических кораблях и пребывание его на Луне и других планетах, не имеющих атмосферы. Перед новой наукой — космической биологией — стоит много проблем: обеспечение человека необходимыми для жизни в космосе условиями; преодоление опасности радиации; повышение устойчивости человеческого организма в условиях невесомости, ускорения движения, малой подвижности и т. п.; изучение психофизиологических возможностей человека по управлению космическим кораблем; изучение развития растений и животных в условиях космического полета; исследование возможных форм живой материи в условиях их существования в космосе. Многие из этих проблем уже решены.

Распространение и усвоение биологических знаний не только повлияет на охрану природы, но и станет необходимой основой при плановом использовании и воспроизводстве ее богатств. Без знания биологии немыслимо проектирование изменения русла рек, создания водохранилищ, постройки ГЭС и заводов, обрабатывающих естественное сырье. При всех народнохозяйственных решениях нужен учет последствий природных изменений — влияния их на климат, человека, животный и растительный мир. «Культура, если она развивается стихийно, а не направляется сознательно, оставляет после себя пустыню» (К. Маркс).

Изучение биологии, в частности биосферы, должно помочь каждому человеку понять значимость сохранения окружающей природы и принять участие в воспроизводстве ее.

Человек, управляющий мощной техникой и энергией, вызывает громадные изменения в биосфере и расширяет ее пределы. Биологические знания позволяют совершать это разумно, не в ущерб дальнейшей жизни на Земле.

? **1. Какие аппараты, моделирующие органы животных, известны вам из книг и журналов? 2. Какое значение имеют биологические знания в жизни человека и будущего человеческого общества?**

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

Абиотические факторы 269
Авторегуляция 183
Автотрофы 171
Аденин 126
АДФ 130, 131
Активный центр ферментов 121
Аллель 218
Аллельные гены 218
Аминокислоты 115
Амитоз 153
АМФ 130
Анабиоз 278
Анализирующее скрещивание 223
Аналогичные органы 55
Анафаза 156, 203
Антропогенез 96, 97, 107
Антропогенный фактор 269
Ареал 8, 20, 35, 47, 77
Ароморфоз 77, 79, 80, 84, 85, 88
Ассимиляция 165
Атавизмы 56, 92
Атмосфера 297, 311
АТФ 130, 143, 153, 166
Аутосомы 229, 230
Бактерии 160
Бактериофаг 163
Белки 114, 141, 143
Бентос 303
Биогенная миграция 306
Биогеография 54
Биогеоценоз 284, 289, 295, 296
Биогенетический закон 58, 59, 61, 62
Биологическая продуктивность 285, 286, 290
Биологический прогресс 77, 80
Биологический регресс 80
Биомасса 285, 286, 297, 301, 302
Бионика 313
Биосинтез 165, 172
Биосфера 297
Биотические факторы 269
Биохимический метод 266
Биоценоз 284, 287, 291, 294, 295, 296
Бластомер 206, 207
Бластула 207
Близнецовый метод 264, 265
Вакуоля 139
Варианты 235, 236, 237
Вариационные кривые 236
Вариационный ряд 234, 235, 237
Вид 8, 9, 19, 43, 47
Вирус 161, 162, 163, 164
Вторичная структура белка 117
Второй закон Менделя 220
Гаметы 158, 198
Гаплоидный набор 158, 201, 203
Гаструла 207
Ген 23, 176, 215, 217, 227, 242, 243, 260
Генеалогический метод 264, 265
Генетика 26
Генотип 23, 212, 223, 228, 233, 234, 242, 259
Генофонд 44, 45, 315
Гены аллельные 217, 218, 221, 266
Геогигиена 313
Гетерозиготы 214, 215, 216, 220, 251
Гетерозис 251, 252, 260, 262
Гетеротрофы 171
Гибрид 213, 225, 253, 254
Гидропоника 314
Гидросфера 302, 312
Гидрофильные вещества 113
Гидрофобные вещества 113
Гликолиз 168
Гомогаметность 231
Гомозиготы 214, 216, 220, 259
Гомологичные органы 54, 55, 57
— хромосомы 157, 203, 217
Градация 10
Граны 144, 145
Гуанин 126
Двойное оплодотворение 205
Дегенерация 78, 80
Дезоксирибоза 126
Денатурация белка 119, 120
Депрессия 259
Дивергенция 43, 85
Дигибридное скрещивание 218
Диплоидный набор 158, 203
Диссимиляция 166
ДНК 125, 129, 151, 153, 239, 243, 244
Доминантный признак 213, 214, 215
Доминирование 213, 227
Дробление 206, 207
Единообразие первого поколения 212, 213, 227
Закон Вавилова 241, 242
Закон Моргана 225
Закон расщепления 213, 227
Закон Харди — Вайнберга 245
Зигота 203
Живое вещество планеты 298, 308
Жиры 112, 124
Идиоадаптация 78, 80, 83, 89
Изменчивость 16, 23, 24
— комбинативная 238
— модификационная 24, 233
— мутационная 24, 237
— наследственная 24
— ненаследственная 24
Интерфаза 151, 153
Каталитическая функция белков 121
Клеточный центр 148
Коацерваты 193
Код ДНК 177
Комплекс Гольджи 146, 147
Комплементарность 128
Конвергенция 52, 53
Консументы 284, 286
Конъюгация хромосом 201

Кристы 143
Круговорот веществ 308
Лейкопласты 145
Лейкоциты 137
Лизосомы 147
Липоиды 124
Макромолекула 114, 118
Макроэволюция 50
Матричный синтез 178
Мезодерма 207
Мейоз 201, 202, 216, 229, 230
Мембрана 134, 135, 136, 137, 138, 139
Метаморфоз 210
Метафаза 155, 201
Метод Ментора 256
Микроэлементы 111
Микроэволюция 43, 44, 48, 50
Мимикрия 39
Митоз 153, 154, 155, 156, 157, 201, 202
Митохондрии 142, 143, 144, 160
Модификации 24
Моногибридное скрещивание 212
Моносахариды 123
Мутации 24, 26, 237, 241, 243, 252, 253
— генные 239
— рецессивные 240
— соматические 240
— хромосомные 239
Наследственность 23, 211
— цитоплазматическая 243
Ноосфера 309
Норма реакции 233, 234
Нуклеиновые кислоты 125, 243
Нуклеотиды
— адениловый 126
— гуаниловый 126
— тимидиловый 126
— цитидиловый 126
Обмен веществ 165
Онтогенез 59, 60, 62, 206
Оплодотворение 203
Органоиды 134, 139
Отбор
— движущий 36, 246, 247
— естественный 16, 34, 36, 37, 41, 49, 246
— индивидуальный 251
— искусственный 27, 37
— массовый 251
— стабилизирующий 36, 247
Палеонтология 54, 64
Партеногенез 208, 209
Пептидная связь 116
Перекрест хромосом 226
Пептиды 116
Первичная структура белка 117
Переходные формы 56
Постэмбриональное развитие 209
Пиноцитоз 137, 147
Пищевая цепь 283, 288
Планктон 288, 303
Пластиды 142, 144
Пластический обмен 166
Плотность жизни 300
Подвид 22, 45
Полигибридное скрещивание 218
Полиплоиды 239, 253, 257
Полирибосомы 141, 180
Полисахариды 123, 150
Популяционные волны 45
Популяция 21, 34, 44
Прогресс
— биологический 77
— морфофизиологический 77
Продуценты 284, 285, 286
Профаза 155, 157
Расы 107, 108
Расоведение 108
Редукционное деление 203
Редупликация
— РНК 129
— ДНК 129, 130
Редуценты 284, 293
Рецессивный признак 213, 215, 216
Рибоза 130
Рибосомы 140, 143
РНК 125, 141, 143, 144, 152, 239
— информационная (и-РНК) 129, 177
— рибосомная (р-РНК) 129
— транспортная (т-РНК) 129
Рудименты 55, 56, 92
Самоопыление 251, 252
Селекция 30, 251, 255
Семенники 198
Симбиоз 41
Сине-зеленые водоросли 160, 161, 308
Соматические клетки 217
Сорт 30, 248, 249
Сперматозоиды 198, 199, 203
Спиртовое брожение 168
Суточный ритм 273
Телофаза 156
Терморегуляция 273, 274
Тимин 126
Трансляция 179
Транскрипция 177
Третичная структура белка 118
Триплоид 239
Углеводы 122
Урацил 130
Фагоцитоз 136, 137
Фенотип 212, 223, 228, 233, 248
Ферменты 121, 143
Филогенез 59, 62
Фотолиз воды 173
Фотопериодизм 279, 280
Фотосинтез 69, 144, 172, 302
Хемосинтез 175
Хлоропласты 144, 145
Хлорофилл 144, 145, 161, 172
Хроматиды 155
Хроматин 151, 152
Хромопласты 145
Хромосомный набор 157
Хромосомы 19, 23, 152, 154, 201, 203
— половые 217, 229, 230
Центриоли 148, 155
Центромера 155
Цепи питания 282, 290
Цитозин 126, 130
Цитогенетический метод 264, 266
Цитология 109
Цитоплазма 139
Четвертичная структура белка 118
Чистая линия 251, 253
Экология 4, 268, 313
Экологическая ниша 20, 51
Экологическая пирамида 284
Экологическая система (экосистема) 282, 312
Экологические факторы 269
Эктодерма 207
Эмбриология 18, 54, 57
Эндоплазматическая сеть 139, 140, 141
Эндосперм 206
Эфемероиды 289
Ядро 23, 151, 157
Ядерная оболочка 151
Ядерный сок 152
Ядрышко 152
Яйцеклетка 198, 199, 200, 203, 205, 206

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.

РАЗДЕЛ I. **ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ.**

Глава I. **Общая характеристика биологии в додарвиновский период.**

1. Развитие ботаники и зоологии (7). 2. Учение Ж.-Б. Ламарка об эволюции органического мира (9). 3. Эволюционные идеи в России (12).

Глава II. **Дарвинизм.**

4. Предпосылки возникновения учения Чарлза Дарвина (13). 5. Учение Дарвина (15). 6. Значение теории Дарвина (17). 7. Вид, его критерии и структура (19). 8. Наследственность и изменчивость (23). 9. Искусственный отбор. Факторы эволюции пород и сортов (27). 10. Борьба за существование (30). 11. Естественный отбор — движущая сила эволюции органического мира (34). 12. Приспособленность организмов и ее относительность (38). 13. Образование новых видов. Микроэволюция (43). 14. Способы видообразования (47). 15. Современная система растений и животных — отображение эволюции. Макроэволюция (50).

Глава III. **Доказательства эволюции органического мира.**

16. Сравнительная анатомия (54). 17. Эмбриология (57). 18. Биогеография (62). 19. Палеонтология (64).

Глава IV. **Развитие органического мира.**

20. Море — первичная среда развития жизни (69). 21. Развитие наземных организмов в палеозойскую эру (72). 22. Главные направления органической эволюции (76). 23. Развитие органического мира в мезозойскую эру (82). 24. Развитие органического мира в кайнозойскую эру (85).

Глава V. **Происхождение человека.**

25. Доказательства происхождения человека от животных (91). 26. Движущие силы антропогенеза (96). 27. Направления эволюции человека (100). 28. Человеческие расы. Критика расизма и социального дарвинизма (107).

РАЗДЕЛ II. **КЛЕТКА И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ**

Глава VI. **Химическая организация клетки.**

29. Вода. Неорганические составные части клетки (112). 30. Белки (114). 31. Углеводы (122). 32. Жиры и липоиды (124). 33. Нуклеиновые кислоты. АТФ (125).

Глава VII. **Строение и функции клетки. Эволюция клетки.**

34. Методы изучения клетки (132). 35. Наружная клеточная мембрана (135). 36. Цитоплазма. Эндоплазматическая сеть и рибосомы (139). 37. Митохондрии и пластиды (142). 38. Комплекс Гольджи и лизосомы (146). 39. Клеточный центр. Органоиды движения и клеточные включения (148). 40. Ядро (151). 41. Деление клетки (153). 42. Клетка как единое целое (158). 43. Бактерии, сине-зеленые водоросли и неклеточные организмы (160). 44. Эволюция клетки (163).

Глава VIII. **Обмен веществ и превращения энергии в клетке.**

45. Пластический и энергетический обмены (ассимиляция и диссимиляция) (165). 46. Автотрофные и гетеротрофные клетки. Фотосинтез. Хемосинтез (171). 47. Биосинтез белков (176). 48. Авторегуляция химической активности клетки (183).

Глава IX. **Происхождение и начальное развитие жизни на Земле.**

49. Определение понятия жизни (184). 50. Отсутствие жизни на Земле в отдаленный период развития планеты (186). 51. Донаучные представления о происхождении жизни (187). 52. Доказательства невозможности самопроизвольного зарождения жизни в современную эпоху. (188). 53. Научный период исследования вопроса о происхождении жизни на Земле (190).

Глава X. **Размножение и развитие организмов.**

54. Формы размножения организмов (197). 55. Оплодотворение (203). 56. Развитие зародыша (206).

РАЗДЕЛ III. **ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ.**

Глава XI. **Основные закономерности наследственности.**

57. Изучение наследственности путем скрещивания (гибридологический метод). Первый закон Менделя (212). 58. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Второй закон Менделя (218). 59. Явление сцепленного наследования (224). 60. Взаимодействие генов (226). 61. Генетика пола (229).

Глава XII. **Закономерности изменчивости.**

62. Модификационная изменчивость. (233). 63. Мутационная изменчивость (237). 64. Некоторые общие понятия генетики (242). 65. Генетика и эволюционная теория (244).

Глава XIII. **Селекция растений, животных и микроорганизмов.**

66. Задачи современной селекции (248). 67. Центры многообразия и происхождения культурных растений. (249). 68. Селекция растений (251). 69. Полиплоидия и отдаленная гибридизация растений (253). 70 Достижения селекции растений в Советском Союзе. И. В. Мичурин и его работы (255). 71. Селекция животных (258). 72. Примеры создания высокопродуктивных пород домашних животных (261). 73. Селекция микроорганизмов (262).

Глава XIV. **Генетика человека.**

74. Методы изучения наследственности человека (264). 75. Генетика человека и медицина (267).

РАЗДЕЛ IV. **ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ.**

Глава XV. **Организм и среда.**

76. Среда и экологические факторы (269). 77. Основные климатические факторы и их влияние на организм (271). 78. Приспособления растений и животных к сезонному ритму внешних условий (276). 79. Факторы, управляющие сезонными явлениями в живой природе. Фотопериодизм (278). 80. Пищевые взаимоотношения организмов. Экологические системы (281). 81. Природные экологические системы (287). 82. Изменения в биогеоценозах (294).

Глава XVI. **Биосфера и человек.**

83. Биосфера и свойства биомассы (297). 84. Круговорот веществ и превращение энергии в биосфере (304). 85. Биосфера и эволюция органического мира (308). 86. Роль человека в биосфере (309). 87. Биология и человеческая деятельность (313).

Указатель терминов (317).

Юрий Иванович Полянский
Александр Давыдович Браун
Николай Михайлович Верзилин
Александр Сергеевич Данилевский
Лев Николаевич Жинкин
Вера Михайловна Корсунская
Ксения Мироновна Суханова

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебник для IX и X классов

Редактор *И. Н. Соловьева.*
Переплет *В. Г. Прохорова.*
Художественные редакторы *В. И. Рывчин, В. Г. Ежков, В. П. Богданов*
Технический редактор *Н. Н. Махова.*
Корректор *Т. А. Кузнецова.*

Сдано в набор 4/VIII 1975 г. Подписано к печати 6/II 1976 г. 60×90 1/16. Бумага офсетная. Печ. л. 20+форзац 0,375. Уч.-изд. л. 22,26+форзац 0,37. Тираж 2500 тыс. (1—1 800 000) экз. А05529.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Калининский полиграфкомбинат детской литературы им. 50-летия СССР Росглавполиграфпрома Госкомиздата Совета Министров РСФСР. Калинин, проспект 50-летия Октября, 46. Заказ 787.

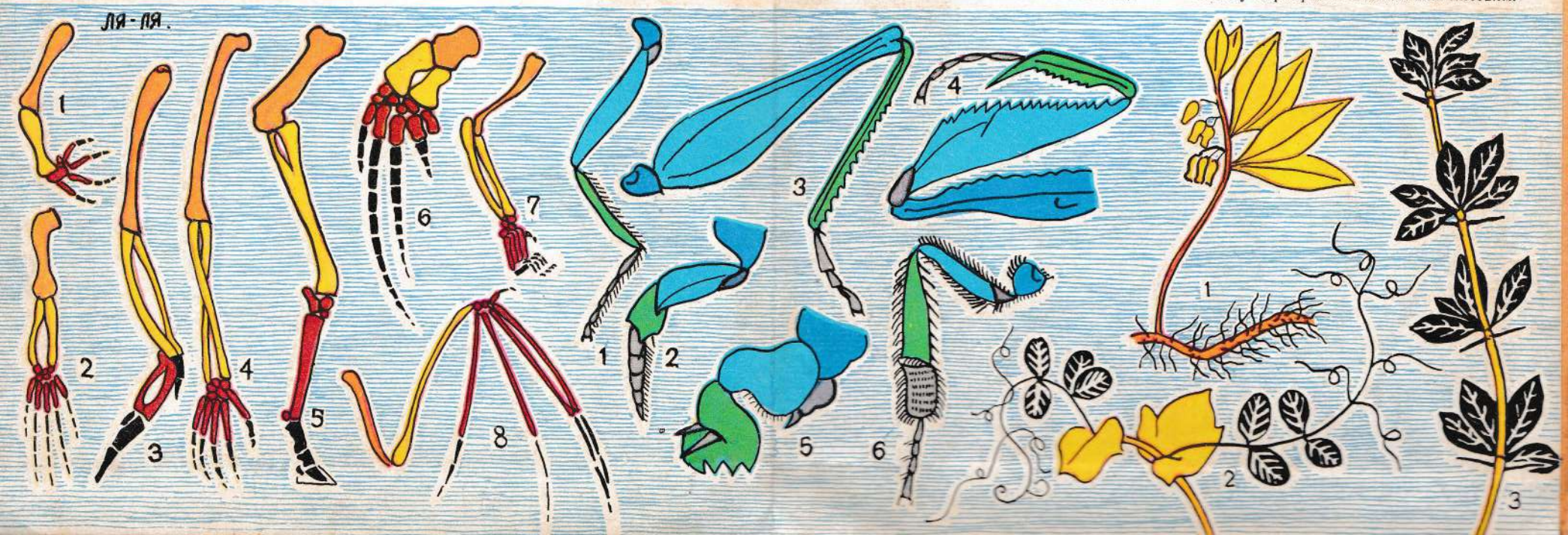
Цена 58 коп.

Сведения о пользовании учебником

№	Фамилия и имя ученика	Учебный год	Состояние учебника	
			в начале года	в конце года
1	Перова Ольга	1976/77	совершенно новый	порвали переплёт.
2	— " — " —	1977-78	хорош,	ничего сказать.
3				
4				
5				

IV. Маскировка и мимикрия у насекомых:
1 — богомол (форма и цвет тела напоминают листья злака); *2* — палочник (форма и цвет тела напоминают веточки дерева); *3* — цветочная муха подражает шмелю *(4)*; *5* — бабочка ивовая стеклянница подражает шершню *(6)*

V. Гомологичные органы:
Скелет передней конечности различных позвоночных животных:
1 — лягушки;
2 — варана (пресмыкающегося);
3 — крыла птицы;
4 — обезьяны;
5 — лошади;
6 — кита;
7 — кошки;
8 — летучей мыши.

Конечности различных насекомых (гомологичные части отмечены одинаковым цветом):
1 — передняя бегательная таракана;
2 — задняя плавательная плавунца;
3 — задняя прыгательная кузнечика;
4 — передняя хватательная богомола;
5 — передняя роющая медведки;
6 — задняя пчелы.

Гомология у растений:
1 — корневище купены гомологично стеблю;
2 — усики посевного гороха — гомологи листьев;
3 — иглы у барбариса гомологичны листьям.